Die chromosomalen Verhältnisse in der Sektion *Pseudolysimachia* Koch der Gattung *Veronica*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Hildegard Graze

aus Heidenheim

Mit 11 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1933

Die chromosomalen Verhältnisse in der Sektion *Pseudolysimachia* Koch der Gattung *Veronica*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Hildegard Graze

aus Heidenheim

Mit 11 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1933

Von der Fakultät angenommen den 18. Mai 1933

Dekan: Prof. Dr. Hennig
Berichterstatter: Prof. Dr. Lehmann

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus den Jahrbüchern für wissensch. Botanik. Bd. 77. Heft 4.
Gebrüder Borntraeger, Leipzig.

Einleitung.

Auf Grund systematischer, pflanzengeographischer, sowie experimenteller Studien innerhalb der Sektion *Pseudolysimachia* der Gattung *Veronica* hat Härle (1932) weitgehende Klarheit in dieser überaus formenreichen Gruppe erzielt. Im Verlauf dieser Untersuchungen hatte sich jedoch gezeigt, daß die Abgrenzung der Arten zufolge der starken Variabilität der einzelnen Merkmale zuweilen außerordentlich schwierig ist. Es schien daher von Vorteil, auch noch Chromosomenstudien zur weiteren Klärung heranzuziehen. Daß diese besonders bei polymorphen Pflanzengruppen von Wert sein können, beweisen zahlreiche neuere Arbeiten. Es sei hier nur beispielsweise an die Untersuchungen von I. Clausen (1926) an *Viola*, Crane und Darlington (1927) an *Rubus*, Jaretzky (1928) an Polygonaceen, Müntzing (1930, 1932) an *Galeopsis* erinnert.

Zunächst möchte ich als Grundlage zu den nachfolgenden Untersuchungen eine kurze, tabellarische Übersicht über die einzelnen Arten und Formen der Sektion geben, so wie sie von Härle herausgearbeitet und gegeneinander abgegrenzt wurden. Dabei sollen in der Hauptsache nur diejenigen Merkmale und Eigenschaften erwähnt werden, die sich zur Abtrennung der größeren Verwandtschaftskreise voneinander, sowie zur Unterscheidung der einzelnen Arten innerhalb desselben Formenkreises verwerten lassen. Von sehr umfangreichen Formenkreisen *(Veronica longifolia)* wurden nur solche Arten berücksichtigt, die auch bei der experimentellen Bearbeitung Verwendung fanden.

1. Formenkreis *Veronica longifolia*.

Übergangsformen zu *V. spuria* L. und *V. spicata* L. vorhanden.
Abgrenzung gegenüber diesen Formenkreisen.

a) Zu *V. spuria*.

	V. longifolia	*V. spuria*
Ausgestaltung des Blattrandes	Sägezähne mehr ungleich, dicht und mehr schräg eingeschnitten	Sägezähne mehr gleichartig, entfernter stehend, rechtwinklig eingeschnitten
Kapseln	± herzförmig, 3—4 mm breit, deutlich ausgerandet	± kugelig, 2—3 mm breit, wenig ausgerandet
Blattgrund	± herzförmig	verschmälert oder eiförmig
Deckblätter	länger als die Blütenstiele	so lang wie die Blütenstiele
Standort	feucht (Flußniederungen, Quellgebiete usw.)	trocken (Weg- und Waldränder, Steppengebiete)

b) Zu *V. spicata*.

	V. longifolia	*V. spicata*
Wuchshöhe	30—120 cm hoch	10—75 cm hoch
Ausgestaltung des Blattrandes	gesägt	gekerbt oder ganzrandig, selten gesägt
Blattgrund	± herzförmig	verschmälert
Behaarung	Drüsenhaare fehlen	Drüsenhaare meist vorhanden
Blütenstiele	2—3 mm lang	0,5—1 mm lang
Standort	feucht (Flußniederungen, Quellgebiete usw.)	trockene, sandige Stellen (Waldränder, Trockenwiesen)

Abgrenzung der Formen innerhalb des Formenkreises.

	V. longifolia L.	*V. maritima* L.	*V. ticinensis* Pollini
Behaarung	± kurzhaarig oder kahl	± kurzhaarig oder kahl	fast kahl
Blattstellung	gegenständig, 2 Blätter im Wirtel	3—4 Blätter im Wirtel	meist gegenständig
Blattform	breit, Blattgrund ± herzförmig	schmal, spitz ausgezogen, Blattgrund ± keilig	länger und schmäler als bei *V. maritima*. Oft sichelförmig, Blattgrund keilig
Blattrand	weniger tief gesägt	sehr scharf gesägt	scharf gesägt, kürzere und gleichartigere Zähne als bei *V. maritima*
Verbreitung		wie bei *V. longifolia*, aber mehr nördliche Verbreitungstendenz	regional beschränkt, Oberitalien (Tessin)

2. Formenkreis *Veronica spuria*.

Übergangsformen zu *Veronica longifolia* L. und *Veronica grandis* Fischer, selten zu *V. spicata* L. und *V. incana* L. vorhanden.

Über die Abgrenzung zu *V. longifolia* vergleiche dort (S. 508).

Abgrenzung zu *V. grandis* Fischer.

	V. spuria L.	*V. grandis* Fischer
Ausgestaltung des Blattrandes	gesägt	fiederschnittig gekerbt gesägt
Blattgrund	verschmälert oder eiförmig	± tief herzförmig
Blattform	eiförmig lanzettlich bis lineal-lanzettlich	dreieckig lanzettlich

Abgrenzung der Arten innerhalb des Formenkreises[1]).

	V. foliosa W. et K.	*V. linarifolia* Pall.
Blattform	breit, eiförmig lanzettlich	schmal, lineal-lanzettlich
Deckblätter	breit, abgerundet	schmal, lang
Verbreitungsgebiet	Ungarn, Galizien, Podolien, Rumänien und nördlicher Teil der Balkanhalbinsel	Transbaikalien, Amurprovinz, Küste des Ochotskischen und Japanischen Meeres, Japan

3. Formenkreis *Veronica grandis*.

Übergangsformen zu *V. spuria* L. vorhanden.

Über die Abgrenzung zu *Veronica spuria* vergl. dort. Abgrenzung der Arten innerhalb des Formenkreises.

	V. grandis Fischer	*V. Bachofeni* Heuffel
Verzweigung	meist unverzweigt, einährig	verzweigt, z. T. mit senkrecht abstehenden Seitenzweigen
Behaarung		dichter als bei *V. grandis* Fischer
Blüten		kleiner als bei *V. grandis* Fischer
Standort	trockene Stellen	feuchte, schattige Stellen, felsige Orte und Gerölle, Wiesen, Flußufer
Verbreitungsgebiet	Transbaikalien, Amurprovinz, nordöstliches China, Japan	gebirgige Teile Siebenbürgens, Banat und nordöstliche Balkanstaaten

1) Aus dem gesamten Formenkreis von *V. spuria* wurden nur *V. foliosa* W. et K. und *V. linarifolia* Pall. herausgegriffen, weil nur diese einigermaßen faßbar sind.

4. *Veronica Komarovii* Monj.

Übergangsformen zu *V. spuria* L. und *V. longifolia* L. kommen selten vor. Früher als *V. spuria* L. oder *V. longifolia* gesammelt und erst 1925 von Monjuschko als eigene Art abgetrennt.

Blattstellung . . .	gegenständig, sitzend
Blattgrund . . .	verschmälert
Blüten	groß
Kapseln	groß, wenig ausgerandet
Blütenstiele . . .	5—6 mm lang
Standort	feuchte Stellen, Gebüsch, Waldränder
Verbreitungsgebiet	Amurprovinz, Mandschurei, Nord-Korea und Japan.

5. *Veronica pinnata* L.

Nahe verwandt zu *Veronica spuria* L.

Blattstellung	dicht gegenständig oder wechselständig
Blattform und Blattrand	lineal, fiederteilig
Standort	Bergwiesen, felsige Abhänge
Verbreitungsgebiet . . .	Altai- und Sajangebirge.

6. *Veronica laeta* Kar. et Kir.

Blattform	lineal-lanzettlich, sichelförmig gekrümmt.
Standort.	Bergwiesen, felsige Abhänge
Verbreitungsgebiet	Alatau- und Altaigebirge.

7. Formenkreis

Übergangsformen zu *V. longifolia* L.
Über die Abgrenzung zu
Veronica incana ist durch die Art der Behaarung gegenüber *V. spicata* gut

	V. spicata L. im engeren Sinne	*V. Barrelieri* Schott.	*V. orchidea* Crtz.
Behaarung	in der Blütenregion drüsig behaart	ganze Pflanze drüsenfrei	wie bei *V. spicata* L., doch meist längere Drüsenhaare
Blattstellung	untere Blätter gestielt, obere fast sitzend	wie bei *V. spicata* L.	Blätter kurz gestielt
Blattgrund	verschmälert	wie bei *V. spicata* L.	wie bei *V. spicata* L.
Blütenkrone			Kronzipfel schmal u. gedreht
Kelch- und Deckblätter	drüsig behaart	kahl, nur bewimpert	wie bei *V. spicata* L.
Verbreitungsgebiet		Küstenländer des Adriatischen und Schwarzen Meeres	Länder der unteren Donau

8. *Veronica sajanensis* Printz.

Behaarung	Blütenstand dicht drüsig behaart.
Blattstellung . . .	3 Blätter in einem Wirtel, sitzend.
Blattrand	gesägt.
Blütenkrone . . .	in vier lange, schmale Zipfel, fast bis zum Grunde gespalten.
Standort	Bergwiesen.
Verbreitungsgebiet	Altai- und Sajangebirge.

9. *Veronica incana* L.

Übergangsformen zu *V. longifolia* L. und *V. spicata* L. vorhanden.

Behaarung	Haare dünn, lang, unverzweigt, dicht verfilzt
Standort.	trocken, Steppengebiete
Verbreitungsgebiet	Transbaikalien, Nordhänge des Altai, reicht von der Kirgisensteppe geschlossen bis nach Ungarn und Galizien.

Abschnitt I.

Material und Methodik.

Das Material zu den vorliegenden Untersuchungen lieferten Arten und Formen der Sektion *Pseudolysimachia*, die Härle vom Frühjahr 1928 bis Herbst 1931 zu Kreuzungsstudien herangezogen hatte. Diese Pflanzen entstammten teils dem hiesigen botanischen Garten, teils wurden sie am natürlichen Standort gesammelt.

Veronica spicata.

und *V. incana* L. vorhanden.

V. longifolia vgl. S. 508.

charakterisiert. Abgrenzung der Arten innerhalb des Formenkreises.

V. euxina Turrill.	*V. hybrida* M. B.	*V. crassifolia* Wrzb.
ganze Pflanze dicht mit Drüsenhaaren besetzt	ganze Pflanze drüsenfrei. Stengel und Blätter ± dicht behaart	Oberfläche der Blätter kahl, glänzend. Übrige Pflanze wenig behaart
Blätter sitzend	Blätter gestielt, gegenständig	Blätter gestielt, gegenständig
wie bei *V. spicata* L.	± herzförmig	eiförmig bis ± herzförmig
wie bei *V. orchidea* Crtz.	*orchidea*-artig	
wie bei *V. spicata* L.	± kahl, Rand wollig weißhaarig	kahl oder behaart und bewimpert
	Vorgebirge des nördlichen Kaukasus	gebirgige Teile des Banats

Die Bestimmung der Chromosomenzahl erfolgte bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen. Es wurden meist Metaphaseplatten der ersten und zweiten Teilung gezählt. Die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen wurde nicht untersucht. Zum Vergleich nahm ich bei einigen Arten noch somatische Zählungen an Wurzelspitzen vor. Als Fixierungsmittel für die Blütenknospen diente das modifizierte Bouin-Allensche und das Carnoy-Gemisch. Da sich das letztere für *Veronica* als geeigneter erwies, wurde späterhin ausschließlich hiermit fixiert. Die besten Resultate erhielt ich, wenn die Blütenknospen ungefähr 15 Stunden in der Fixierungsflüssigkeit belassen wurden. Bei Arten mit stärkerer Behaarung (*V. incana*, *V. spicata* und deren Bastarde) wurden die Knospen vor der Fixierung vom Kelch befreit, um ein rascheres Eindringen des Fixierungsgemisches zu bewirken. Wurzelspitzen fixierte ich erfolgreich mit starker Flemmingscher Lösung. Zur schnellen Orientierung über die geeigneten Teilungsstadien in den Knospen benützte ich die Heitzsche Carmin-Essigsäure Kochmethode. Zur klaren Feststellung der Chromosomenzahl reichte sie aber in unserem Falle nicht aus. Meist hoben sich die sehr kleinen Chromosomen nicht genügend vom Plasma ab. Aus den Blütenknospen wurden Mikrotomschnitte von 8 und 10 μ, aus den Wurzelspitzen solche von 5 μ Dicke hergestellt. Die Präparate wurdennach Heidenhain gefärbt.

Huber (1927) erwähnt als Hauptschwierigkeit bei der Chromosomenzählung in der Gattung *Veronica* die häufig auftretende Verklebung der Chromosomen, die sich in der Sektion *Pseudolysimachia* in besonderem Maße bemerkbar machte. Die gleiche Erfahrung machte ich bei den vorliegenden Untersuchungen; es mußte daher ein sehr umfangreiches Material geschnitten werden, um die genügende Anzahl von brauchbaren Präparaten zu erreichen. Eine Ausnahme machte *V. orchidea*, bei der ich in keinem Stadium eine Verklumpung beobachten konnte, obwohl die Knospen unter denselben Bedingungen und meist zur gleichen Zeit mit anderen Arten fixiert worden waren.

Die Textfiguren wurden mit dem Zeichenapparat von Busch (Rathenow), welcher sich besonders bei starker Vergrößerung vorzüglich bewährte, in Zeichentischhöhe ausgeführt. Als Optik diente Zeiß Apochromat 1,5 mm, n. A. 1,3 und Kompens. Okular K 18 (20 ×) Zeiß. Die Tubuslänge betrug 160 mm. Die damit erreichte Vergrößerung ist ca. 4000 ×. Im Druck wurden die Abbildungen auf die Hälfte verkleinert.

Untersucht wurden folgende Arten:

1. Die Eltern.

V. longifolia Nr. U 2, 20, 30 [1]
V. maritima „ U 18 und U 19
V. ticinensis
V. spuria „ 4
V. foliosa „ 26 und U 5
V. spicata „ 23, O 1, S 1 u. U 7
V. Barrelieri „ Kr 1 und Kr 2
V. orchidea Nr. 54, 3054, 3014, 3001
V. euxina „ 3002
V. crassifolia „ 27
V. incana „ 2
V. Bachofeni „ 66
V. Komarovii

2. Die Bastarde.

a) Kreuzungen mit *Veronica longifolia.*

Nr. 20,4 *V. longifolia* Nr. 20 × *V. spicata* Nr. 23.
Nr. 3018 „ „ Nr. 30 × *V. orchidea* Nr. 54.

b) Kreuzungen mit *Veronica spicata.*

Nr. 23,5 *V. spicata* Nr. 23 × *V. crassifolia* Nr. 27.

c) Kreuzung mit *Veronica spuria.*

Nr. 3007 *V. spuria* Nr. 4 × *V. Bachofeni* Nr. 66.

d) Kreuzungen mit *Veronica orchidea.*

Nr. 3017 *V. orchidea* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23
Nr. 3015 *V.* „ Nr. 54 × *V. longifolia* Nr. 30
Nr. 3016 *V.* „ Nr. 54 × *V. crassifolia* Nr. 27
Nr. 3013 *V.* „ Nr. 54 × *V. Bachofeni* Nr. 66.

e) Kreuzungen mit *Veronica crassifolia.*

Nr. 27,1 *V. crassifolia* Nr. 27 × *V. longifolia* Nr. 30
Nr. 27,2 *V.* „ Nr. 27 × *V. incana* Nr. 2.

f) Kreuzung mit *Veronica Bachofeni.*

Nr. 3012 *V. Bachofeni* Nr. 66 × *V. longifolia* Nr. 30.

3. Die F_2-Generation der Bastarde.

Nr. 3107 *V. orchidea* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23
Nr. 3129 *V. Bachofeni* Nr. 66 × *V. longifolia* Nr. 30.

Abschnitt II.

Allgemeine Beschreibung der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen (P. M. Z.) der Eltern.

Da die Pollenbildung bei den Elternformen im wesentlichen gleichartig verläuft, so möchte ich, um Wiederholungen zu vermeiden, den Gang der Reduktionsteilung nicht für jede Art getrennt,

1) Die jeder Form beigefügten Zahlen entsprechen den Protokollnummern der Härleschen Arbeit.

sondern im folgenden für alle Arten gemeinsam behandeln. Sofern bei einzelnen Arten Abweichungen auftreten, soll darauf bei der kurzen Schilderung der zytologischen Verhältnisse der betreffenden Spezies näher eingegangen werden.

Die P. M. Z. in den Antheren einer Knospe befinden sich selten auf derselben Entwicklungsstufe. Selbst in den Pollensäcken einer Anthere beobachtet man verschiedene Entwicklungsphasen; so treffen wir z. B. in dem einen Fach die P. M. Z. noch in der Diakinese an, während in der anderen Pollenkammer bereits die zweite Teilung beginnt. Auch im gleichen Lokulus ist die Entwicklungsgeschwindigkeit der P. M. Z. zuweilen verschieden, jedoch in der Weise, daß jeweils einzelne Bezirke dieselben Teilungsstadien zeigen.

Das Tapetum ist einschichtig und sezernierend. Jede Zelle enthält im Diakinesestadium bereits zwei Kerne mit mehreren Nukleolen.

Im allgemeinen scheint sich der Teilungsablauf ziemlich rasch zu vollziehen, nach der Häufigkeit der vorkommenden Teilungsbilder zu urteilen. Dies gilt besonders für die Stadien der Anaphasen beider Teilungen, wogegen Synapsis und Metaphase der ersten Teilung relativ lange dauern. Die Vorgänge bis zur Diakinese wurden nicht eingehender untersucht, da es wegen der geringen Größe der Chromosomen nicht leicht sein dürfte, die an sich schon schwierigen Verhältnisse der frühen Prophase richtig zu deuten.

A. Die heterotypische Teilung.

1. Die Diakinese.

Während der frühen Diakinese weisen die Chromosomen noch ganz verschiedene Formen auf; teils liegen die Geminipartner einzeln, doch einander paarweise genähert, teils sind sie nur an einem Ende miteinander verbunden. Oft ist auch die Affinität der beiden Paarlinge so groß, daß das von ihnen gebildete Doppelchromosom einheitlich erscheint. Da aber die Größendifferenzen nicht stark hervortreten, so kann man oft im Zweifel sein, ob ein univalentes oder bivalentes Chromosom vorliegt. (Fig. 1 *a* und *b*). Besonders bei an der Peripherie des Kernes liegenden Chromatinkomplexen ist die Entscheidung in dieser Richtung schwierig. Bei Arten mit höheren Chromosomenzahlen sind die Diakinesekerne häufig angeschnitten. Es ist daher nicht immer leicht, den entsprechenden Kern im vorhergehenden oder folgenden Schnitt aufzufinden; die Gefahr einer

Verwechslung bei der großen Anzahl von P. M. Z., die sich in einem Pollenfach befinden, ist daher nicht ausgeschlossen. Aus diesen Gründen ist die Diakinese im Gegensatz zu den Beobachtungen anderer Autoren für Chromosomenzählungen wenig geeignet.

Im weiteren Verlauf der Diakinese ist die gegenseitige Lockerung der Konjugationspartner nicht mehr so scharf ausgeprägt, und die Chromosomen nehmen kompaktere, gleichmäßigere Formen an. Die Homologen treten näher zusammen. Fig. 1*c* zeigt einen Kern in später Diakinese. Die Kernwand ist nahezu aufgelöst, und der Nukleolus verschwunden. Die Doppelnatur einzelner Paarlinge kommt deutlich zum Ausdruck. Den Übergang von der Diakinese zur heterotypischen Metaphase gibt Fig. 1*d* wieder. Die Kontraktion ist weiter fortgeschritten, und die Chromosomen sind fast durchweg von gleicher Gestalt und Größe. Sie liegen jetzt zum größten Teil in der Mitte der Zelle.

2. Die Metaphase.

Typische Metaphaseplatten sehen wir in Fig. 1*e* und *f*. Die Chromosomen treten in der Polansicht als kugelige oder ellipsoidische Gebilde hervor. Wesentliche Größenunterschiede lassen sich im allgemeinen nicht feststellen. Zuweilen erscheint ein Chromosom, das sich meist am Rande der Kernplatte befindet, etwas größer (Fig. 1*g*); doch macht sich dieser Unterschied nicht immer bemerkbar. Eine Ausnahme bildet *V. longifolia*, bei der sich in der Regel zwei besonders große Chromosomen unterscheiden lassen (Fig. 1*h*). Viel seltener sind auch bei anderen höherchromosomigen Arten die zwei Chromosomen von abweichender Größe zu sehen.

Eine Beobachtung verdient hier noch im Rahmen der allgemeinen Beschreibung der Meiosis erwähnt zu werden, da sie fast bei allen untersuchten Formen gemacht wurde. Ab und zu findet sich in den Polplatten die übliche Haploidzahl der Chromosomen um eins erhöht, und zwar in der Weise, daß die fraglichen Kernplatten immer zwei Chromosomen zeigen, die sich gegenseitig berühren und zu überdecken scheinen (Fig. 1*i*), so daß das eine erst bei Hoch- oder Tiefstellung mit der Mikrometerschraube voll sichtbar wird. Da, wie bereits hervorgehoben wurde, die Chromosomen der Sektion, wie überhaupt der ganzen Gattung *Veronica* zur Verklumpung neigen, könnte im Hinblick auf das gelegentlich beobachtete größere Chromosom zunächst an eine Verklebung von

zwei Chromosomen gedacht werden. Von einer Verklebung einzelner Chromosomen wird in der Literatur häufig berichtet. So u. a. von Gates und Rees (1921) bei *Lactuca*, Ernst und Moser (1925) bei *Primula auricula* und *Pr. hirsuta*, Kobel (1927) bei *Prunus cerasus*, Jaretzky (1928) bei *Rumex roseus* und Woodworth (1929) bei *Corylus*, *Alnus glutinosa* und *Alnus rugosa* (vgl. dazu auch die Ausführungen bei Sharp-Jaretzky, 1931, S. 237, 238 und 505).

Der Größenunterschied des größeren Chromosoms gegenüber den übrigen ist aber nicht so beträchtlich, daß es aus der Verschmelzung zweier Chromosomen hätte entstehen können. Außerdem kann in vielen Kernplatten die Differenz überhaupt nicht wahrgenommen werden, und die beiden fraglichen Chromosomen liegen nie in derselben Ebene. Aus diesen Gründen müssen wir annehmen, daß es sich um eine vorzeitige Trennung eines Chromosomenpaars handelt, was auch die Seitenansicht mehrerer Metaphasestadien bestätigt (Fig. 1*k*). Wahrscheinlich drückt sich in dem sukzedanen Auseinanderweichen der beiden Homologen eine Schwächung in der Chromosomenbindung aus.

Ähnliche Verhältnisse fand bereits Huber (1927) bei *V. spicata*, *V. gentianoides* und *V. virginica*. Ferner haben Brieger (1928) bei *Nicotiana Rusbyi* und Krause (1931) bei *Dorstenia multiformis* vorzeitige Trennung einzelner Partner beobachtet. Auch die Durchsicht mehrerer Diakinesekerne zeigt, daß statt der üblichen Zahl 17 manchmal 18 Einheiten unterschieden werden können (Fig. 1*c*).

3. Die Anaphase.

Die Anaphase, die bei allen Arten nur von kurzer Dauer ist, ist dadurch charakterisiert, daß sich ab und zu 1 bis 3 Chromosomen in ihrer Wanderung zu den Polen verspäten. Mehr als drei nachhinkende Chromosomen wurden nie beobachtet. In der Regel finden sich zwei Nachzügler, die sich durch die Art ihrer Orientierung zwischen den Polen und Spindelfasern, sowie ihre Größe als verspätetes Chromosomenpaar zu erkennen geben (Fig. 1*l*). Die zurückbleibenden Chromosomen scheinen im allgemeinen rechtzeitig die Tochterkerne zu erreichen; denn nur ganz selten wurde ein Kleinkern in der Interkinese oder eine beginnende Absorption von Chromosomen im Plasma gesehen. Auch die Tetraden waren völlig normal, und ich fand keine Nebenkerne oder überzählige Zellen. Bezüglich der Häufigkeit von verspäteten Chromosomen mögen einige

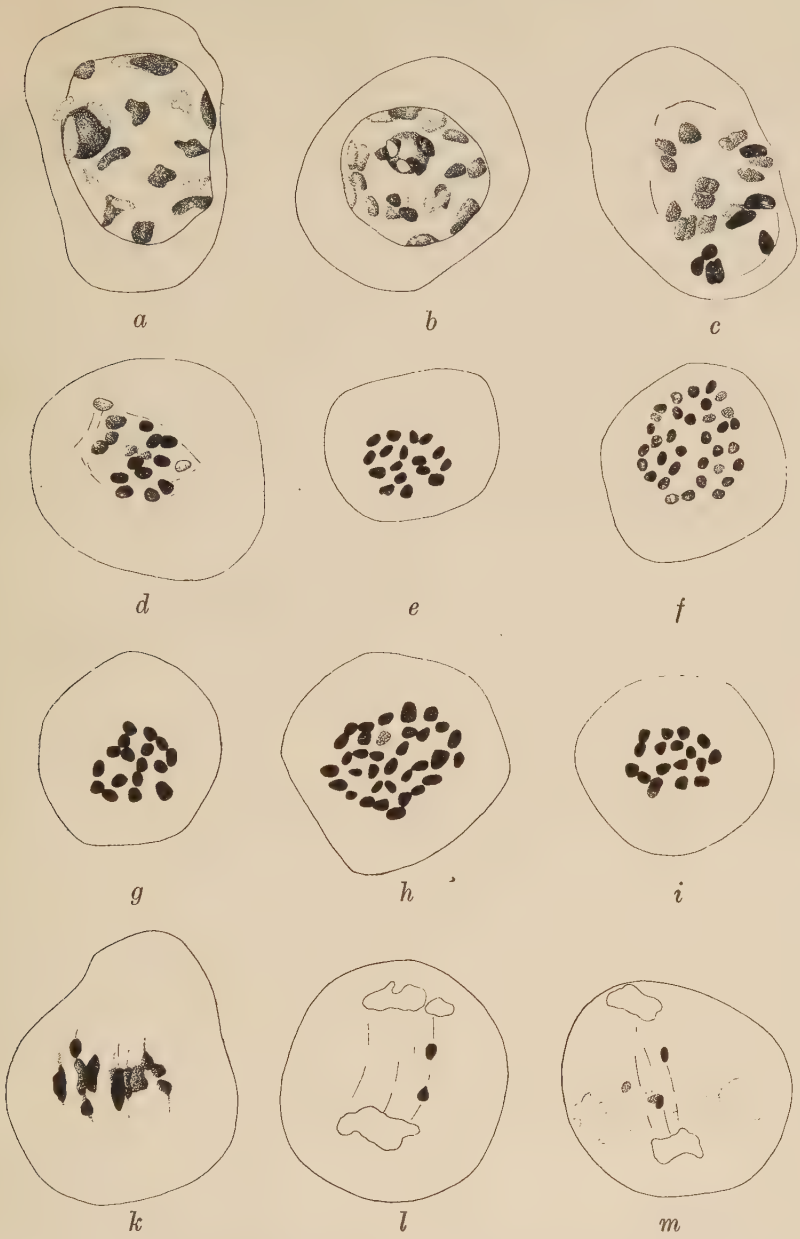


Fig. 1. *a* = *V. orchidea*: Diakinese; *b* = *V. Barrelieri*: Diakinese; *c* = *V. Bachofeni*: späte Diakinese; *d* = *V. maritima*: Übergang von der Diakinese zur heterotypen Metaphase; *e* = *V. spuria*: heterotype Metaphase; *f* = *V. incana*: heterotype Metaphase; *g* = *V. Komarovii*: heterotype Metaphase; *h* = *V. longifolia*: heterotype Metaphase; *i—k* = *V. ticinensis*: heterotype Metaphase, *i* = Polansicht, *k* = Seitenansicht; *l—m* = *V. orchidea*: *l* = heterotype Anaphase, *m* = homöotype Anaphase.

Zahlen Aufschluß geben. Von *V. orchidea* z. B., von der mir die meisten Anaphasestadien zur Verfügung standen, fanden sich unter 593 P. M. Z. 101 mit nachhinkenden Chromosomen, also ca. 14,5 %. Unter den 101 P. M. Z. waren 72 mit nur zwei (entsprechend Fig. 1 *l*), 21 mit einem und 8 mit drei Nachzüglern. Bei den übrigen untersuchten Arten der Sektion ist der Prozentsatz der zurückbleibenden Chromosomen etwas geringer; er beträgt 10 bis 12 %; für *V. spicata* Nr. 23 z. B. wurden 10,3 % gefunden.

4. Die Interkinese.

Die Interkinese dauert verhältnismäßig lange an, wenn man die Häufigkeit des Auftretens dieses Teilungsstadiums in Betracht zieht. Die Chromosomen verlieren an Färbbarkeit; ein Nukleolus, zuweilen auch zwei werden immer ausgebildet. Doch kommt es zu keiner ausgesprochenen Vakuolisation der Chromosomen. Während der Interkinese treten bei fast allen Arten in wechselnder Zahl (2—8) stark gefärbte, kugelige Chromatinkörper im Plasma zerstreut auf. Sie werden zuerst in der Telophase sichtbar, erreichen während der Interkinese ihre größte Ausbildung und sind bei Beginn der zweiten Teilung wieder verschwunden. Gelegentlich erscheinen sie in der Telophase der zweiten Teilung wieder; doch sind sie hier meist nicht mehr so zahlreich vertreten. Über die Bedeutung dieser Einschlüsse herrschen noch Meinungsverschiedenheiten. Einige Forscher betrachten diese Erscheinungen als normale Zustände; andere sind geneigt, sie der Fixierung zuzuschreiben. Das Vorkommen solcher achromatischer Substanzen wurde u. a von Latter (1926) bei *Lathyrus odoratus*, Morinaga (1929) bei *Brassica*-Hybriden, Woodworth (1929) bei *Alnus incana* und Jaretzky (1932) bei *Heliophila* beobachtet.

B. Die homöotypische Teilung.

1. Die Metaphase.

Durch die offenbar nicht gleichzeitig erfolgende Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte macht die frühe zweite Metaphase einen ziemlich regellosen Eindruck. In einem späteren Stadium jedoch sind alle Chromosomen ganz regelmäßig im Äquator angeordnet. Die Spindeln können jede Lage zueinander einnehmen; häufig stehen die Teilungsachsen der beiden Kerne senkrecht aufeinander, oft liegen sie aber auch parallel; seltener sind sie unter

einem beliebigen, spitzen Winkel gegeneinander geneigt. Die Chromosomen werden in der Anaphase der ersten Teilung im allgemeinen regelmäßig verteilt, was an zahlreichen P. M. Z., in denen die Spindeln parallel liegen, beobachtet werden konnte.

2. Die Anaphase.

Hier macht sich gelegentlich eine Verzögerung einzelner Chromosomen bei der Polwanderung bemerkbar (Fig. 1*m*). Doch tritt diese Erscheinung nur in untergeordnetem Maße auf im Vergleich zur Anaphase der ersten Teilung. So fanden sich z. B. für *V. orchidea* unter 946 beobachteten P. M. Z. nur 28 P. M. Z., die Nachzügler enthielten, also ca. 2,9 %. Für *V. spicata* Nr. 23 ergab sich die Zahl 1,8 %. Auch hier scheinen die nachhinkenden Chromosomen in die Tochterkerne aufgenommen zu werden. Die Verteilung der Chromosomen auf die vier Tochterkerne war nicht immer genau ersichtlich, da die Chromosomen in der späten Anaphase bereits durch Anastomosen miteinander verbunden sind und oft eine kompakte Masse darstellen, in der die einzelnen Elemente nicht mehr unterschieden werden können. Die Bildung der Pollenkörner erfolgt durch Furchung (Farr, 1916).

Abschnitt III.

Die zytologischen Befunde bei den einzelnen Arten.

1. Formenkreis der *Veronica longifolia*.

a) *V. longifolia* L.

Von *V. longifolia* untersuchte ich die Formen Nr. U 2, Nr. 20 und Nr. 30. Die *V. longifolia* U 2 wurde von Härle am natürlichen Standort in der Nähe der Bahnstation Szent-Anna Puszta, östlich von Debreczen (Ungarn) gesammelt. Eine typische Metaphaseplatte, wie sie in den Präparaten sehr häufig gefunden wurden, zeigt Fig. 2*a*, S. 520. Neben 32 deutlich getrennten Einheiten, die unter sich nicht wesentlich verschieden sind, treten zwei auffallend größere Chromosomen hervor, die in Fig. 2*a* nebeneinander in der Mitte der Polplatte liegen, während sie in Fig. 1*h* mehr der Peripherie genähert sind. Oft befinden sich diese beiden größeren Chromosomen aber auch am Rande der Kernplatte; nur sehr selten fanden sich Bilder, wo alle Chromosomen gleich groß sind.

Veronica longifolia Nr. 20.

Von dieser Form, die schon längere Zeit im botanischen Garten Tübingen kultiviert wird und mit der Linnéschen bezw. Schraderschen Form der *V. longifolia* gut übereinstimmt, kamen sechs Pflanzen zur Untersuchung. Die heterotypen Metaphaseplatten zeigten 34 Chromosomen. Auch hier wurden wieder die zwei größeren Chromosomen beobachtet; doch kam die Größendifferenz nicht in allen Platten zum Ausdruck.

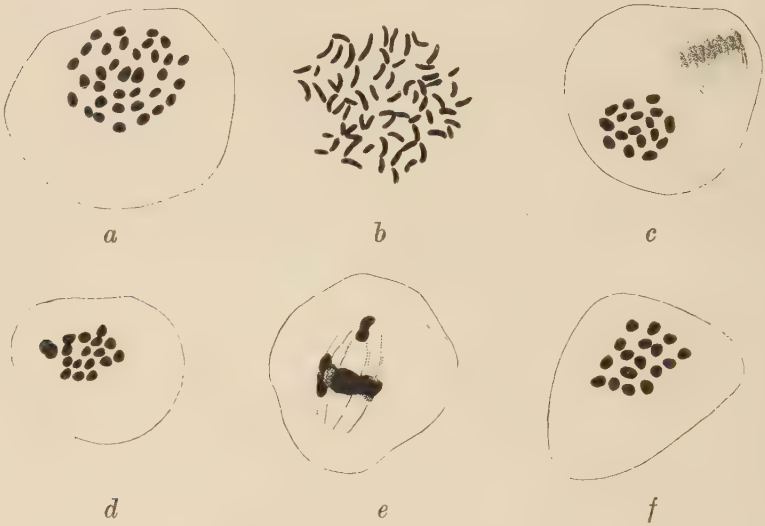


Fig. 2. *a* = *V. longifolia* U_2: heterotype Metaphase; *b* = *V. longifolia* Nr. 30: somatische Kernplatte; *c* = *V. maritima* U_{18}: homöotype Metaphase; *d*—*e* = *V. ticinensis*: heterotype Metaphase, *d* = Polansicht, *e* = Seitenansicht; *f* = *V. foliosa* Nr. 26: heterotype Metaphase.

Veronica longifolia Nr. 30.

Die mehr der *Veronica elatior* Ehrh. entsprechende Form stand, wie Nr. 20, schon einige Jahre im Tübinger botanischen Garten in Kultur. In den sieben untersuchten Pflanzen dieser Nummer konnte wiederum die Haploidzahl 34 ermittelt werden.

Die Frage war nun, ob die beiden, bei allen bisher untersuchten *longifolia*-Formen beobachteten größeren Chromosomen durch Verklebung von je zwei Chromosomen entstanden sind. Zur Klärung dieser Frage wurden zum Vergleich von der Form Nr. 30 somatische Zählungen an Wurzelspitzen vorgenommen. Fig. 2*b* zeigt 68 Ein-

heiten. Die Chromosomen sind stäbchenförmig, teils gerade, teils gekrümmt und verschieden groß. Doch lassen sich keine bestimmten Größenklassen aufstellen, da die Anzahl der größeren und kleineren Chromosomen in den einzelnen Platten wechselt. Nicht immer liegen die Verhältnisse so klar wie in der wiedergegebenen Platte. Häufig berühren sich die Chromosomen an ihren Enden, so daß oft ein Zweifel besteht, ob man nur ein Chromosom, das eine Einschnürung aufweist, oder zwei Chromosomen vor sich hat. Aus diesem Grunde konnten auch die somatischen Zählungen keine endgültige Entscheidung in der Frage der Chromosomenverklebung bringen. Immerhin ist hervorzuheben, daß in den zahlreichen durchmusterten Platten stets nur 66—69 Chromosomen gezählt wurden. Huber (1927) hatte bei *V. longifolia* 64–68 Chromosomen gefunden.

b) *Veronica maritima* L.

Die Formen U 18 und U 19 wurden von Härle in der Nähe von Ocsa, südlich von Budapest gesammelt. Die Chromosomenzählung war bei diesen Pflanzen dadurch erschwert, daß die Trennung der Homologen nicht für alle Gemini gleichzeitig erfolgt, so daß wenig Kernplatten erhalten wurden, in denen alle Chromosomen in derselben Ebene sichtbar waren. Außerdem lagen die einzelnen Chromosomen dicht gedrängt. In der Metaphase der zweiten Teilung konnte für beide Formen die Haploidzahl 17 mit Sicherheit festgestellt werden (Fig. 2*c*).

c) *Veronica ticinensis* Pollini.

Das Untersuchungsmaterial wurde durch Härle im Sommer 1931 in der Umgegend von Pavia gesammelt; die Blütenknospen wurden gleich an Ort und Stelle fixiert. In Fig. 2*d* ist eine Metaphaseplatte der ersten Teilung gezeichnet. Es können 17 Chromosomen unterschieden werden. Wir erkennen wieder ein Chromosomenpaar, das sich vorzeitig getrennt hat. In mehreren P. M. Z. einer Knospe war ein Geminus bereits am einen Pol angelangt, während die übrigen Chromosomen sich noch in der Äquatorialplatte befanden (Fig. 2*e*). Dieser Fall von non-disjunction scheint jedoch nur vereinzelt vorzukommen; denn ich fand diese Anomalie nur in dieser einen Anthere. Ob diese Unregelmäßigkeit äußeren Einflüssen zuzuschreiben ist oder aus einer eventuellen Hybridität der Pflanze resultiert, ist nicht zu entscheiden.

2. Formenkreis von *Veronica spuria*.

a) *Veronica spuria* Nr. 4.

Diese Form ließ nicht alle für die typische *V. spuria* L. charakteristischen Merkmale erkennen, sondern erinnerte habituell etwas an *V. longifolia*. Sie stammte aus dem botanischen Garten Stuttgart. Die dieser Art zukommende Haploidzahl ist 17 (Fig. 3). Die Metaphasen der ersten Teilung mehrerer P. M. Z. zeigten ein sukzedanes Auseinanderweichen mehrerer Paarlinge.

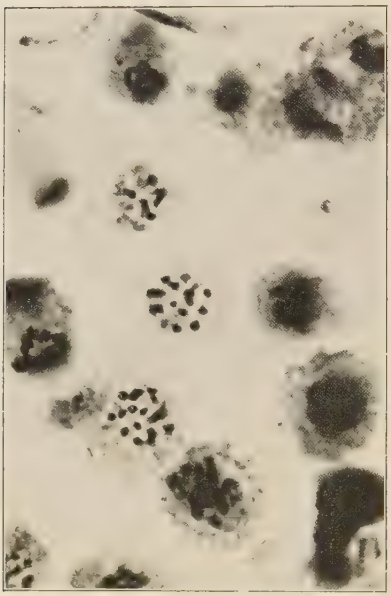


Fig. 3. *V. spuria* Nr. 4: heterotype Anaphase ca. 1250 ×.

b) *Veronica foliosa*.

Von dieser Art wurden zwei Formen zur Untersuchung herangezogen. Nr. 26 stellt eine typische *V. foliosa* bezw. die kahle Abart *V. nitida* vor und steht schon längere Zeit im hiesigen botanischen Garten in Kultur. Nr. U 5, die von Härle aus der Umgegend von Hajdu-Hadház (Ungarn) mitgebracht wurde, unterscheidet sich von Nr. 26 hauptsächlich durch etwas höheren Wuchs und reichere Beblätterung. Außerdem sind die blütentragenden Zweige nicht so stark zusammengedrängt, wie dies bei Nr. 26 der Fall ist. Zytologisch unterscheiden sich die beiden Formen in keiner Weise. In Fig. 2*f* ist eine heterotype Metaphase von Nr. 26 abgebildet. In der Polplatte lassen sich einwandfrei 17 Chromosomen erkennen.

3. Formenkreis der *Veronica spicata*.

a) *Veronica spicata* im engeren Sinne.

Von *V. spicata* wurden vier Formen untersucht, die Nr. 23, O 1, U 7 und S 1. Die Pflanzen Nr. 23 und O 1 kommen der *V. spicata* L. sehr nahe. *V. spicata* Nr. 23 stammt aus dem bo-

tanischen Garten Tübingen, während *V. spicata* O 1 von Härle am natürlichen Standort bei Stammersdorf in der Nähe von Wien gesammelt wurde. Beide Formen zeigen dasselbe zytologische Verhalten. Die Metaphaseplatten der ersten Teilung wiesen jeweils 34 Chromosomen auf. In manchen Platten waren wieder, wie bei *V. longifolia*, zwei größere Chromosomen zu unterscheiden. Doch fanden sich derartige Platten nicht so häufig wie bei *V. longifolia*. Eine somatische Platte für Nr. O 1 mit 68 Chromosomen sehen wir in Fig. 4*a*. Der Größenunterschied unter den einzelnen Chromosomen ist ziemlich beträchtlich. Auch in anderen, hier nicht wiedergegebenen Platten konnten 65—68 Chromosomen gezählt werden. Die *V. spicata* Nr. U 7 fand Härle bei Hajdu-Hadház in Ungarn. Fig. 4*b* gibt eine Polplatte der ersten Teilung wieder. Sie zeigt wiederum die zwei größeren Chromosomen, die sich hier am Rande der Kernplatte befinden. Huber (1927) konnte für *V. spicata* in Metaphaseplatten der ersten Teilung 32—35 Chromosomen feststellen.

V. spicata Nr. S 1.

Diese Form fand Härle im Visptal im Wallis, zwischen Visp und Stalden. Sie gehört mehr den kleineren Typen der *V. spicata* an, die sich durch drüsige Behaarung und lange, schmale Kronzipfel auszeichnen und dadurch etwas an *V. euxina* Turrill erinnern. In zahlreichen Metaphaseplatten wurde die Haploidzahl 17 ermittelt (Fig 4*c*).

b) *Veronica Barrelieri* Schott.

Die von mir untersuchten Formen Kr 1 und Kr 2 wurden von Härle im Sommer 1931 bei Rakek in Krain, Jugoslavien an Ort und Stelle fixiert. *V. Barrelieri* schließt sich in ihrem zytologischen Verhalten an die *V. spicata* S 1 aus dem Wallis an. Sie besitzt wie diese haploid 17 Chromosomen. Fig. 4*d* zeigt eine Metaphaseplatte von Nr. Kr 1 mit 17 Chromosomen.

c) *Veronica orchidea* Crtz.

Von *Veronica orchidea* untersuchte ich die Pflanze Nr. 54, die aus vom botanischen Garten der Universität Wien erhaltenen Samen gezogen worden war und als typische *V. orchidea* angesprochen werden darf. Unter den Nachkommen dieser Pflanze traten zwei gesonderte Typen auf, die von Härle als Typ I und Typ II bezeichnet und näher beschrieben wurden. Sowohl von Typ I (3054),

der fast nur aus spontan bestäubten Aussaaten hervorgegangen war, als auch von Typ II (3014), der vorwiegend nach Selbstbestäubung der Pflanze Nr. 54 erhalten wurde, untersuchte ich je einige Pflanzen.

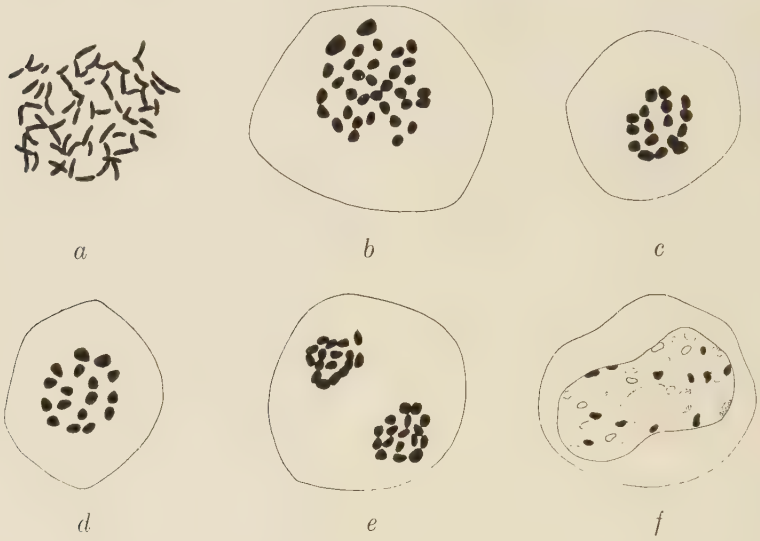


Fig. 4. *a* = *V. spicata* O_1: somatische Kernplatte; *b* = *V. spicata* U_7: heterotype Metaphase; *c* = *V. spicata* S_1: heterotype Metaphase; *d* = *V. Barrelieri* Kr_1: heterotype Metaphase; *e* = *V. orchidea* Nr. 54: homöotype Metaphase; *f* = *V. orchidea* Nr. 3054: Interkinese (Erklärung im Text).

Ferner kam noch eine aus Bulgarien stammende Form (3001), die mehr der *V. crassifolia* Wrzb. entspricht, zur Untersuchung. Wir verdanken den Samen Herrn Turrill (Kew).

Fig. 5. *V. orchidea* Nr. 54: heterotype Anaphase ca. 1250 ×.

In der heterotypen Metaphase wurden zahlreiche klare Platten mit 17 gut isolierten Einheiten gefunden (vgl. auch die Mikrophotographie Fig. 5). Insbesondere standen mir viele Metaphasen der zweiten Teilung zur Verfügung (Fig. 4*e*).

V. orchidea Nr. 3014 Typ II, der durch Selbstbestäubung von Nr. 54 entstanden war, zeigte gegenüber der Mutterpflanze zyto-

logisch keine Unterschiede. Die Zählung zahlreicher hetero- und homöotyper Metaphasen ergab die Haploidzahl 17 wie bei der Mutterpflanze Nr. 54.

Auch Typ I, der aus auf natürliche Weise bestäubten Aussaaten hervorgegangen war, unterschied sich zytologisch nicht von Typ II und der Mutterpflanze Nr. 54. Dagegen zeigte eine Pflanze aus derselben Kultur, der Typ II angehörte, ein etwas abweichendes Verhalten, auf das im folgenden näher eingegangen werden soll. In mehreren Knospen dieser Pflanze beobachtete ich neben normalen Tetraden auch Dyaden.

Über die verschiedenen Wege, die zur Bildung diploider Gameten führen, berichten Brieger (1928), Woodworth (1929), Darlington (1930) und Sharp-Jaretzky (1931, S. 496ff.) eingehender. Letztere geben auch einen Überblick über bekanntere Beispiele aus der Literatur. Es sei daher auf diese Arbeiten verwiesen.

Es fragt sich nun, wie bei der genannten Pflanze die Dyaden zustande kamen. Nach unseren Beobachtungen kommen hierfür im allgemeinen zweierlei Bildungsweisen in Frage.

Entweder verdanken diese diploiden P. M. Z. ihre Entstehung einem Restitutionskern im Sinne Rosenbergs (1926b) oder aber einer Verschmelzung der Spindeln der zweiten Reifeteilung.

Für die erstere Annahme spricht die Fig. 4*f*. Sämtliche P. M. Z. des Pollenfachs befanden sich im Stadium der Interkinese und enthielten zwei Kerne. Die in Fig. 4*f* wiedergegebene P. M. Z. zeigt nur einen Kern, der in der Mitte eine leichte Einschnürung aufweist und so ein amitosenähnliches Aussehen erhält. Geht dieser Kern noch eine weitere Teilung ein, dann erhalten wir in dieser das in Fig. 6*a* wiedergegebene Bild. In dieser Kernplatte finden sich 34 Chromosomen von etwas geringerer Größe, als sie die heterotypen Metaphaseplatten sonst aufweisen. In demselben Präparat und auch in anderen Knospen wurden noch mehrere derartige P. M. Z. gesehen. Doch konnte nicht bei allen die Chromosomenzahl festgestellt werden. Immerhin ließen sich stets mehr als 30 Chromosomen erkennen. Diese P. M. Z. traten in Pollenfächern auf, in denen sich die normalen P. M. Z. durchweg in der Metaphase der zweiten Teilung befanden.

Seit den grundlegenden Arbeiten Rosenbergs (1917, 1926a, 1926b) an Hieracien sind zahlreiche Fälle bekannt geworden, bei denen Restitutionskerne beobachtet wurden. Es sollen hier nur einige bekanntere Beispiele Erwähnung finden. Ihre Zahl ließe sich

natürlich beliebig erweitern. Restitutionskerne fanden u. a. Yasui (1921) und Ljungdahl (1922) bei *Papaver*-Hybriden, Karpechenko (1927a und b, 1928) bei *Raphano-Brassica*, Buxton und Newton (1928) bei *Digitalis ambigua* × *Dig. purpurea*, Darlington (1930) bei *Prunus*, Bleier (1931) bei *Solanum tuberosum*.

Die zweite Bildungsmöglichkeit für die beobachteten Dyaden erfährt durch Fig. 6*b* eine gewisse Begründung. Die zwei Teilungsachsen sind zwar noch leicht gegeneinander geneigt, aber die Chromosomen der zwei Spindeln sind bereits miteinander in Verbindung getreten. Angaben über eine Verschmelzung homöotypischer Spindeln sind in der Literatur keineswegs selten anzutreffen. Es sei hier an folgende Arbeiten erinnert: Jørgensen (1928) bei experimentell erzeugten triploiden Pflanzen von *Solanum nigrum*, Brieger (1928) bei *Nicotiana tabacum* × *Nicotiana Rusbyi*, Buxton und Newton (1928) bei *Digitalis ambigua* × *Dig. purpurea*, Hakansson (1929) bei *Salix viminalis* × *Salix caprea*, Woodworth (1929) bei *Betula Sandbergi*, Müntzing (1930) bei *Galeopsis pubescens* × *Gal. speciosa*.

Eine weitere Anomalie trat bei der Reduktionsteilung dieser Pflanze auf. In verschiedenen Präparaten fand ich P. M. Z. in der zweiten Teilung, die schon bei schwächerer Vergrößerung durch ihre Größe gegenüber anderen P. M. Z. aufgefallen waren. In sämtlichen P. M. Z. des Antherenfachs herrschte die homöotype Metaphase. Bei näherer Untersuchung zeigte es sich, daß die größeren P. M. Z. diploid waren. Fig. 6*c* stellt eine solche P. M. Z. dar. In der Kernplatte treten 36 Einheiten hervor. Die Äquationsteilung erfolgt offenbar nicht für alle Chromosomen gleichzeitig, was auch die Spindelansicht zum Ausdruck bringt. Dadurch erscheint die Chromosomenzahl etwas vermehrt. Die beiden in der Kernplatte punktiert gezeichneten Chromosomen liegen nicht ganz in derselben Ebene und dürften möglicherweise schon Spalthälften darstellen. Die Spindel fällt bei diesen diploiden P. M. Z. entsprechend der vermehrten Chromosomenzahl durch ihre breitere, gedrungene Gestalt auf, so daß man, selbst wenn die beiden Spindeln parallel liegen und die Teilungsfiguren sich in Seitenansicht zeigen, doch die diploiden P. M. Z. unter den übrigen herausfinden kann. Diese P. M. Z. führen jedoch nicht zur Bildung von Dyaden, sondern von Tetraden mit der somatischen Chromosomenzahl. Bezüglich der Entstehung dieser Teilungsbilder fand ich in den Präparaten keinerlei Anhaltspunkte. Doch sind zwei Möglichkeiten denkbar. Zunächst kann die Reduktionsteilung ganz unterbleiben, so daß beide Reife-

teilungen Äquationsteilungen darstellen. Dieser Vorgang wurde zuerst von Federley (1913) bei *Pygaera*-Bastarden und später u. a. von Meurman (1928) bei *Ribes* beobachtet.

Die andere Möglichkeit wäre, daß bei ursprünglich zweikernigen P. M. Z. eine Verschmelzung zweier Metaphasen der ersten Reife-

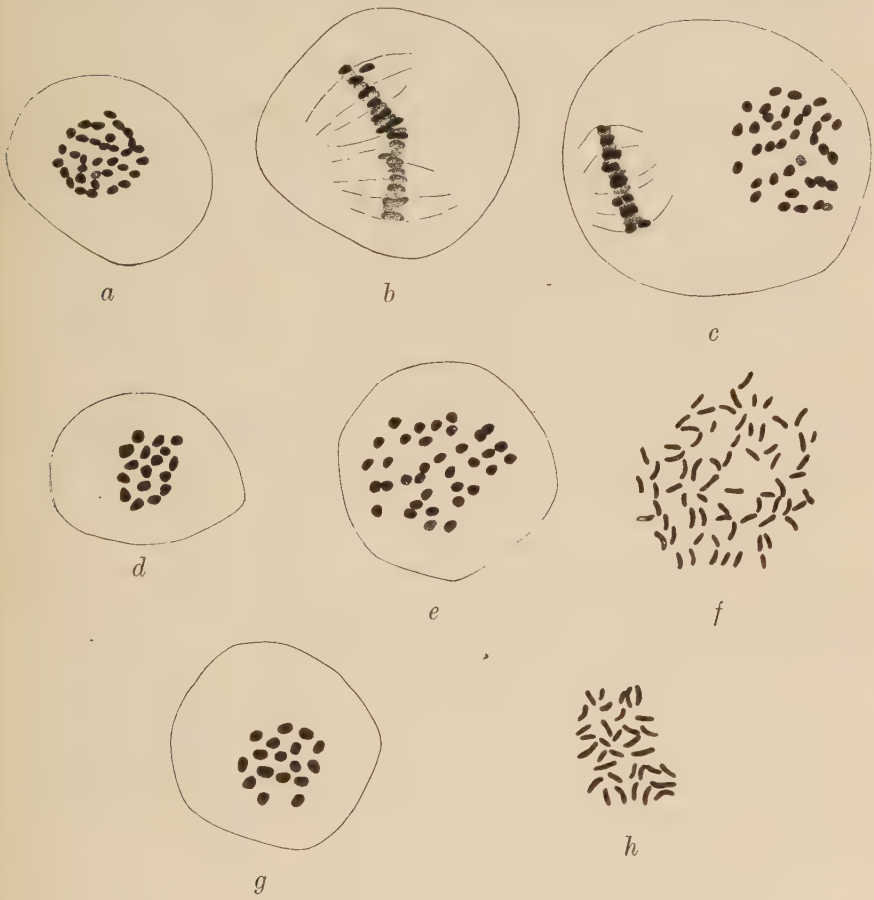


Fig. 6. *a—c* = *V. orchidea* Nr. 3054: homöotype Metaphase (Erklärung im Text). *d* = *V. euxina*: heterotype Metaphase; *e—f* = *V. crassifolia* Nr. 27,3: *e* = heterotype Metaphase, *f* = somatische Kernplatte; *g* = *V. Bachofeni* Nr. 66: heterotype Metaphase; *h* = *V. Komarovii*: somatische Kernplatte.

teilung stattgefunden hätte und demnach ähnliche Verhältnisse vorliegen würden, wie sie von Karpechenko (1927a) bei dem Bastard *Raphanus sativus* (n = 9) × *Brassica oleracea* (n = 9) geschildert wurden. Die Zweikernigkeit der P. M. Z. kommt nach seiner Meinung

auf einem frühen Entwicklungsstadium vor Beginn der Reduktionsteilung zustande in der Weise, daß der Kernteilung einer Archesporzelle keine Zellteilung gefolgt ist. Nach Karpechenko sind die zwei Kerne der P. M. Z. in der Diakinese noch getrennt, und die Chromosomen bleiben ungepaart. Jeder Kern enthält somit 18 Chromosomen. In der Metaphase der ersten Teilung dagegen verschmelzen die Spindeln der beiden Kerne, und am Ende der ersten Teilung wird ein einziger Kern mit 36 Chromosomen gebildet. Aus diesem Kern gehen in der zweiten Teilung durch regelmäßige Verteilung der Chromosomenhälften auf die Pole Dyaden mit 36 Chromosomen hervor; es entstehen somit durch Bildung eines Restitutionskerns tetraploide Keimzellen. Bei normalem Verlauf der Reduktionsteilung würden wir jedoch das der Fig. 6*c* (S. 527) entsprechende Bild erhalten. Als Endprodukt wären Tetraden mit der somatischen Chromosomenzahl zu erwarten.

Das gelegentliche Vorkommen zweikerniger P. M. Z. erwähnen auch Gates und Rees (1921) bei *Lactuca*. Doch konnten die Verfasser die Entwicklung dieser anomalen P. M. Z. nur bis zur frühen Prophase verfolgen. Auch Inariyama (1929) hat bei *Iris Kämpferi* zweikernige P. M. Z. beobachtet. Bei dieser Pflanze durchlaufen aber die beiden Kerne einer P. M. Z. die verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung unabhängig voneinander, und es entstehen achtkernige Pollentetraden mit der normalen Haploidzahl der Chromosomen. Mit welcher von den beiden Bildungsmöglichkeiten wir im vorliegenden Fall zu rechnen haben, ist schwer zu sagen. Zellgröße und Chromosomengröße würden eher zugunsten der zweiten Annahme sprechen. Außer dem erwähnten Vorkommen diploider P. M. Z. bot die Reduktionsteilung dieser Pflanze nichts Besonderes. Die Verteilung der Chromosomen vollzog sich durchaus regelmäßig. Zurückbleibende Chromosomen während der Anaphase der ersten Teilung wurden nicht häufiger beobachtet als bei durch Selbstbestäubung erhaltenen Pflanzen. Die Haploidzahl ist 17 wie bei den übrigen Formen der *V. orchidea*.

Veronica orchidea Nr. 3001.

Diese hat, wie bereits erwähnt, eine gewisse Ähnlichkeit mit *V. crassifolia* Wrzb.; sie unterscheidet sich von der Pflanze Nr. 54 durch höheren Wuchs und die mehr dunkelgrünen, starren, glänzenden Blätter. Zytologisch verhielt sie sich genau wie Nr. 54. Die Haploidzahl ist 17.

d) *Veronica euxina* Turrill

wurde aus Samen gezogen, die von Pflanzen in der Gegend südlich von Varna in Bulgarien von Turrill gesammelt worden waren. Durch das häufig vorkommende sukzedane Auseinanderweichen der Gemini erhielt ich wenig zum Zählen geeignete Metaphaseplatten. Doch konnte in einigen klaren Platten die Haploidzahl 17 sichergestellt werden (Fig. 6*d*).

e) *Veronica crassifolia* Wrzb.

Untersucht wurde die Pflanze Nr. 27 aus dem hiesigen botanischen Garten, die der Heuffelschen Originaldiagnose sehr gut entspricht, sowie einige, durch Selbstbestäubung erhaltene Nachkommen dieser Pflanze. In der in Fig. 6*e* dargestellten Metaphaseplatte wurden 35 Chromosomen gezählt. Es wurden aber auch Platten mit 34 Chromosomen gefunden. Zu vergleichenden Zählungen zog ich noch somatische Platten aus Wurzelspitzen heran. Fig. 6*f* stellt eine klare Platte aus einer größeren Zelle von den Randpartien des Wurzelgewebes dar. Die Chromosomen liegen alle in einer Ebene und gut voneinander isoliert. Es lassen sich einwandfrei 68 Chromosomen erkennen, so daß die Haploidzahl mit 34 Chromosomen für *V. crassifolia* als gesichert gelten darf.

4. *Veronica incana* L.

Von *V. incana* untersuchte ich nur die stark behaarte Form Nr. 2 aus dem hiesigen botanischen Garten. Doch ist anzunehmen, daß die von Härle in Ungarn gesammelte, schwächer behaarte Form Nr. U 13, die sich in Kreuzungen genau wie Nr. 2 verhält, auch zytologisch keine Unterschiede gegenüber Nr. 2 erkennen läßt. In Fig. 1*f* (S. 517) ist eine heterotype Polplatte von *V. incana* Nr. 2 abgebildet. Die Zelle zeigt 34 Chromosomen.

5. Formenkreis der *Veronica grandis*.

Veronica Bachofeni Heuffel.

Die Stellung der *V. Bachofeni* innerhalb der Sektion ist ziemlich umstritten. Von einigen Autoren wird sie der *V. longifolia* L. angeschlossen, von anderen dagegen mehr der *V. spuria* L. zugesprochen. Neuerdings ist man geneigt, sie mit der *Veronica grandis* Fischer zu vereinigen, von der sie sich aber habituell und bezüglich ihrer

Verbreitung wohl unterscheidet (vgl. die in der Einleitung gegebene Übersicht S. 509). Aus diesen Gründen erkennt Härle eine Vereinigung der *V. Bachofeni* Heuffel mit der *V. grandis* Fischer nur mit „Vorbehalt" an. Von *V. Bachofeni* stand mir die aus dem botanischen Garten Bonn stammende Form Nr. 66 zur Verfügung. Sie besitzt haploid 17 Chromosomen (Fig. 6*g* und 7).

Fig. 7.
V. Bachofeni: heterotype Anaphase ca. 2000 ×.

6. *Veronica Komarovii* Monj.

Die zur Untersuchung verwendete Form wurde aus vom botanischen Garten Leningrad erhaltenen Samen gezogen. Bei dieser Art war die Zählung der Chromosomen dadurch erschwert, daß sie oft verklumpt waren und daher nur wenige Platten erhalten wurden, die eine einwandfreie Zählung zuließen. In Fig. 1*g* (S. 517) ist eine Metaphaseplatte wiedergegeben, die 17 Chromosomen erkennen läßt. Eine somatische Platte sehen wir in Fig. 6*h*. Diese zeigt 34 Chromosomen. Die Haploidzahl 17 für *V. Komarovii* kann daher als sicher gelten. In einem Pollenfach wurde eine P. M. Z. mit einer Riesenspindel beobachtet. Sämtliche übrigen P. M. Z. befanden sich im Stadium der heterotypen Metaphase. Wahrscheinlich liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie für eine Pflanze der *V. orchidea* Nr. 3054 bereits geschildert wurden. Doch fand ich in den Präparaten keine Erklärung für das Zustandekommen dieser Anomalie.

Abschnitt IV.

Zusammenstellung der Chromosomenzahlen.

Die bisher untersuchten Formen der Sektion können hinsichtlich ihrer Chromosomenzahlen in die folgenden zwei Gruppen geschieden werden:

	n	2n
I. *V. longifolia*	34	68
V. spicata	34	68
V. crassifolia	34	68
V. incana	34	—

	n	2n
II. *V. maritima*	17	—
V. ticinensis	17	
V. spuria	17	—
V. foliosa	17	—
V. Bachofeni	17	—
V. orchidea	17	—
V. spicata S I	17	—
V. Barrelieri	17	—
V. euxina	17	—
V. Komarovii	17	34

Härle (S. 80) hatte die von ihm hybridologisch untersuchten Arten der Sektion nach ihrem Kreuzungsverhalten untereinander ebenfalls in zwei Gruppen eingeteilt. Die Angehörigen jeder der beiden Gruppen ließen sich jeweils untereinander leicht bastardieren, während eine Verbindung von Gliedern verschiedener Gruppen sehr viel schwerer gelang.

Es zeigt sich nun, daß die von Härle nach dem Kreuzungsverhalten aufgestellten Gruppen mit den auf Grund der Chromosomenzahl gewonnenen weitgehend übereinstimmen.

Veronica ticinensis und *V. Komarovii* finden sich in den von Härle aufgestellten Gruppen noch nicht, da für diese Arten seinerzeit noch keine Kreuzungsergebnisse vorlagen. Nach mündlicher Mitteilung von Härle können aber die genannten Formen auch hinsichtlich ihres Kreuzungsverhaltens der Gruppe II angeschlossen werden.

Ein merkwürdiges, abweichendes Verhalten zeigen nur *V. orchidea* und *V. foliosa*, die sich trotz gleicher Chromosomenzahl nicht miteinander kreuzen lassen. Hier dürfte aber irgendeine andere, nicht in der Chromosomenzahl begründete Ursache in Frage kommen.

Sehr interessant, besonders in systematischer Beziehung, sind die verschiedenen Chromosomenzahlen von *V. longifolia* und *V. maritima*. Diese beiden Formen lassen habituell und auch bezüglich ihres Verbreitungsgebietes nur ganz geringfügige Unterschiede erkennen (vgl. die auf S. 508 gegebene Übersicht) und sind oftmals kaum voneinander zu trennen, da sie durch zahlreiche Zwischenformen unter sich verbunden sind. Aus diesen Gründen werden die genannten Formen von der Mehrzahl der Floristen in einen Formenkreis vereinigt. Die zytologischen Befunde und das Kreuzungsverhalten sprechen jedoch zugunsten einer Trennung. Doch ist die Anzahl der untersuchten Pflanzen noch zu gering, als daß die bisherigen Ergebnisse sich systematisch verwerten ließen. Um eine Klärung in dieser Frage herbeizuführen, müssen noch umfangreiche hybridologische und zytologische Untersuchungen an einem größeren Pflanzenmaterial möglichst verschiedener Standorte vorgenommen werden. Diese werden zurzeit von Härle im hiesigen Institut durchgeführt. Einen ähnlichen Fall wie *V. longifolia* und *V. maritima*, wenn auch nicht so scharf ausgeprägt, stellt die *V. spicata* S 1 gegenüber der typischen *V. spicata* L. dar. Die *V. spicata* S 1

gehört jenen kleineren, mehr zwerghaften Typen an, die trotz mancher Ähnlichkeit mit *V. euxina*, doch ihrem äußeren Habitus nach der *V. spicata* L. i. e. S. sehr nahe stehen und von ihr schwer zu trennen sind. Kreuzungsversuche, sowie die abweichende Chromosomenzahl weisen aber auf engere Beziehungen zur *V. euxina* hin.

Abschnitt V.

Kernmessungen.

Nachdem die zytologischen Untersuchungen die beiden Haploidzahlen 17 und 34 innerhalb der Sektion ergeben hatten, schien es von Interesse, gewisse Anhaltspunkte für die mutmaßliche Entstehung der Arten mit der höheren Chromosomenzahl zu gewinnen. Drei Möglichkeiten können hierbei in Frage kommen: 1. Einfache Verdoppelung desselben Genoms. 2. Verdoppelung verschiedener Genome infolge Bastardierung, 3. Chromosomenzerfall.

Da es wegen der relativ hohen Zahl und der kurzen, gedrungenen Gestalt der Chromosomen unmöglich ist, eine genaue Messung der Chromosomen selbst vorzunehmen, wurde versucht, durch Messung der Kernvolumina den Unterschieden der Chromosomenvolumina näherzukommen.

Bekanntlich haben Boveri und Hertwig als erste direkte Beziehungen erwiesen zwischen Chromosomenzahl und Kernvolumen einerseits und Kern und Plasma andererseits. v. Wettstein (1924b) hat dann bei seinen Untersuchungen an multivalenten Moosrassen gezeigt, daß die Konstanz der Kernplasma-Relation nur innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen Gültigkeit hat. Er hat auf Grund seiner Versuche folgende Beziehung aufgestellt:

$$n : 2n = 1 : 2ks,$$

welche besagt: „Verhalten sich die Chromatinmassen wie 1 : 2, so verhalten sich die Zellgrößen wie 1 : 2 multipliziert mit zwei Konstanten, von denen die eine die charakteristische Sippeneigenschaft, die andere die Reaktionskonstante auf wechselnde Außenbedingungen ist."

Die vergleichenden Messungen wurden bei den einzelnen Arten an Diakinesekernen durchgeführt. Mit dem Okularmikrometer wurden jeweils zwei Durchmesser gemessen und daraus ein mittlerer Durchmesser berechnet. Als Optik diente Zeiß Apochromat 1,5 mm,

n. A. 1,3 und Zeiß Okular 2 (5 ×). Ein Teilstrich entsprach 1,35 μ wirklicher Größe. Das Kernvolumen wurde nach der Formel

$$V = 4/3\ \pi r^3$$

ermittelt. Von jeder Art wurden je 30 Kerne gemessen. Da die Messungen keine wesentlichen Schwankungen zeigten, dürfte diese Zahl als hinreichend gelten. Die berechneten mittleren Kernvolumina sind in nachfolgender Tabelle zusammengestellt. Die letzte Spalte gibt das Verhältnis der mittleren Volumina zueinander an, indem das kleinste mittlere Volumen von *V. Barrelieri* mit 253,34 = 1 gesetzt wurde.

Art	n	Mittlerer Durchmesser	Mittleres Kernvolumen	Relatives Volumen
V. longifolia U 2	34	9,23	412,06	1,63
V. maritima U 19	17	8,09	276,68	1,09
V. spuria Nr. 26	17	7,95	263,14	1,04
V. spuria Nr. 4	17	8,04	271,17	1,07
V. foliosa U 5	17	8,00	268,56	1,06
V. Komarovii	17	8,11	279,15	1,10
V. Bachofeni Nr. 66	17	7,95	263,34	1,04
V. spicata O 1	34	9,27	417,43	1,65
V. spicata S 1	17	8,22	290,85	1,15
V. orchidea Nr. 54	17	8,03	271,17	1,07
V. Barrelieri Nr. 1	17	7,85	253,34	1,00
V. crassifolia Nr. 27,3 . . .	34	9,18	404,89	1,59
V. incana Nr. 2.	34	9,22	410,72	1,62

Aus der Tabelle geht hervor, daß die höher-chromosomigen Arten durchweg auch größere Kerne aufweisen als die Arten mit geringerer Chromosomenzahl, daß also mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl zugleich eine Vermehrung der Chromatinmasse stattgefunden hat. So viel ist sicher, daß es sich hier keinesfalls um einen Chromosomenzerfall handeln kann. Vielmehr ist nach den bisherigen Erfahrungen bei Kreuzungen anzunehmen, daß die Formen mit der höheren Chromosomenzahl durch Kreuzung von 17chromosomigen Arten und nachfolgende Verdoppelung der Chromosomenzahl entstanden sein dürften.

Bemerkenswert ist ferner, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, der geringe Größenunterschied der Kernvolumina unter den gleichchromosomigen Arten, so daß sich diese auch hinsichtlich ihrer Chromatinmassen nicht wesentlich unterscheiden werden.

Wenden wir uns nun noch der Frage zu, ob sich unter den verschiedenen Arten der Sektion Beziehungen zwischen Chromosomenzahl bezw. Kerngröße und Größenwachstum aufdecken lassen. Es ist ja eine bekannte Erfahrungstatsache, daß sich experimentell erzeugte polyploide Formen vielfach auch zugleich durch üppigeres Wachstum auszeichnen.

Daß auch bei wildwachsenden Formen eine Korrelation zwischen Chromosomenzahl und Organgröße besteht, hat neuerdings besonders Jaretzky (1928) in der Familie der Polygonaceen, vor allem an der Gattung *Rumex*, dargelegt. Bei *Rumex* kommt diese Beziehung in der Blüten- und Fruchtgröße zum Ausdruck, so daß nach Jaretzky in manchen Fällen aus der Blütengröße direkt auf die An- oder Abwesenheit von Polyploidie geschlossen werden kann. Jaretzky hat das Problem Tetraploidie und Riesenwuchs eingehender behandelt unter Anführung zahlreicher Beispiele aus der Literatur, so daß hier auf besondere Angaben verzichtet werden kann (vgl. hierzu auch die Ausführungen von Darlington 1932, S. 204ff.).

Ein Vergleich der verschiedenen Arten und Formen unserer Sektion zeigt nun, daß sich hier im allgemeinen keine Proportionalität zwischen Chromosomenzahl und Wuchsgröße aufstellen läßt. Es sei hier insbesondere wieder an die *V. longifolia* mit haploid 34 Chromosomen und an die *V. maritima* mit haploid 17 Chromosomen erinnert. Beide sind morphologisch, wie bereits an anderer Stelle hervorgehoben wurde, kaum voneinander zu trennen und unterscheiden sich auch nicht hinsichtlich der Größenausbildung der einzelnen Organteile.

Ähnliche Beobachtungen wurden auch schon bei zahlreichen anderen Spezies gemacht. Eine Übersicht über derartige Beispiele aus der Literatur finden wir bei Darlington (1932, S. 211 und 212).

Eine Parallele zwischen Chromosomenzahl und Größenwachstum wäre vielleicht zwischen der typischen *V. spicata* L. und der *V. spicata* Form S 1 aus dem Wallis zu ziehen, welche den da und dort auftretenden kleineren Typen der *V. spicata* zuzuzählen ist.

Wenn die vermehrte Chromatinmenge sich nicht phänotypisch ausprägt, so ist das nach Jaretzky auf eine geringere Ausbildung von Zellen in den entsprechenden Organen zurückzuführen. Diese Reduktion soll sich dann auch in einer verminderten Anzahl von P. M. Z. bemerkbar machen. Eine sichere Auszählung der P. M. Z. eines Pollenfaches war jedoch bei unseren Formen bei der großen Zahl von P. M. Z., die sich in einem Antherenfach befinden, nicht möglich.

Abschnitt VI.

Die zytologischen Befunde bei den Bastarden.

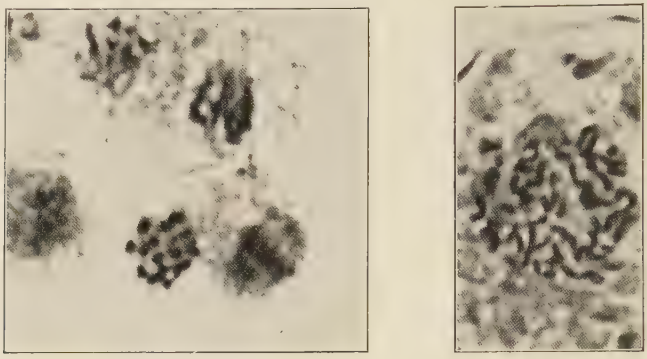
1. Bastarde zwischen gleichchromosomigen Eltern.

Der Verlauf der Reduktionsteilung bei diesen Bastarden erwies sich bei allen untersuchten Formen bis in alle Einzelheiten gleichartig und unterschied sich auch gegenüber den Eltern in keiner Weise; allein auf Grund des zytologischen Bildes ist es also nicht möglich, eine Bastardform von einer Elternart zu unterscheiden. Das ergibt sich aus den folgenden untersuchten Kombinationen:

Nr. 3013 *V. orchidea* Nr. 54 (n = 17) × *V. Bachofeni* Nr. 66 (n = 17),
Nr. 3007 *V. spuria* Nr. 4 (n = 17) × *V. Bachofeni* Nr. 66 (n = 17),
Nr. 20,4 *V. longifolia* Nr. 20 (n = 34) × *V. spicata* Nr. 23 (n = 34),
Nr. 23,5 *V. spicata* Nr. 23 (n = 34) × *V. crassifolia* Nr. 27 (n = 34),
Nr. 27,1 *V. crassifolia* Nr. 27 (n = 34) × *V. longifolia* Nr. 30 (n = 34),
Nr. 27,2 *V. crassifolia* Nr. 27 (n = 34) × *V. incana* Nr. 2 (n = 34).

Wir geben zum Belege einige Teilungsstadien wieder. In Fig. 9*a*, welche einen Diakinesekern von Nr. 3007 darstellt, sind 17 deutlich gesonderte Einheiten wahrzunehmen. Die gegenseitige Bindung der Chromosomen ist durchweg sehr fest; denn die Gemini erwecken ganz den Eindruck von Univalenten. Fig. 9*b* zeigt eine heterotype Anaphaseplatte von Nr. 3013 mit 17 gut isolierten Chromosomen. Die regelmäßige Verteilung der Chromosomen auf die vier Tetradenkerne geht aus Fig. 9*c* für Nr. 3013 hervor (vgl. auch Fig. 8*a*). Die entsprechenden Polplatten, sowie die Seitenansichten zeigen je 17 Chromosomen. Fig. 9*d* gibt eine heterotype Metaphaseplatte für den Bastard Nr. 23,5 wieder mit 34 Bivalenten. Bei den Bastarden mit der Haploidzahl 34 beobachtete ich gelegentlich in frühen Diakinesestadien eine Vereinigung mehrerer Einheiten zu einem Ring, der möglicherweise quadrivalenter Natur sein kann. Einen Ring aus vier Chromosomen in Diakinesekernen hat auch Darlington (1928) bei verschiedenen tetraploiden Varietäten von *Prunus cerasus* relativ häufig gesehen. In der Metaphase der ersten Teilung wurden aber im allgemeinen keine Quadrivalente beobachtet. Z. B. waren in dem Bastard Nr. 23,5 unter 37 durchmusterten Polplatten nur in zwei Fällen 33 Einheiten zu erkennen, alle übrigen Kerne enthielten stets 34 Chromosomen. Bei dem Bastard Nr. 27,2 konnten in 22 Platten immer 34 Chromosomen gezählt werden, und ähnlich verhielten sich auch die übrigen untersuchten Kombinationen.

Eine Anordnung der Bivalenten in der heterotypen Polplatte zu Paaren, also gewissermaßen ein „secondary association", wie sie Darlington bei den genannten Kirschenarten beobachten konnte, war bei meinen Bastarden nicht sicher festzustellen.



a *b*

Fig. 8. *a* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. Bachofeni* Nr. 66: homöotype Metaphase ca. 1250 ×; *b* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. crassifol.* Nr. 27: somatische Kernplatte ca. 1250 ×.

2. Bastarde zwischen verschieden-chromosomigen Eltern.

a) Somatische Teilung.

Es war zunächst von Interesse, festzustellen, welche Chromosomenzahlen sich in den somatischen Teilungen würden beobachten lassen. Die Erwartung mußte auf 2n = 51 gehen; tatsächlich aber ergaben die Zählungen an den Wurzelspitzen nicht diese Zahlen, sondern weit höhere.

Als Material dienten die Kreuzungen, Nr. 3012 *V. Bachofeni* Nr. 66 (n = 17) × *V. longifolia* Nr. 30 (n = 34), Nr. 3016 *V. orchidea* Nr. 54 (n = 17) × *V. crassifolia* Nr. 27 (n = 34) und Nr. 3017 *V. orchidea* Nr. 54 (n = 17) × *V. spicata* Nr. 23 (n = 34).

In mehreren ziemlich klaren Metaphaseplatten wurden 63 bis 69 Chromosomen gezählt, in zwei Platten bei Nr. 3012 die genaue Zahl 68 ermittelt. Bei der hohen Chromosomenzahl und der Kleinheit der Chromosomen werden die gefundenen somatischen Zahlen natürlich immer nur angenäherte Werte darstellen können. Fig. 9*c* gibt eine solche Metaphaseplatte mit 67 Chromosomen für Nr. 3012 wieder (vgl. auch Fig. 8*b*). Bei der Kombination Nr. 3015 *V. orchidea* Nr. 54 (n = 17) × *V. longifolia* Nr. 30 (n = 34) war die Zählung

in den Wurzelspitzen ohne Erfolg. Die Chromosomen waren derartig verschlungen, daß sie nicht identifiziert werden konnten; auch zeigten die betreffenden Wurzelspitzen nur wenige Teilungen.

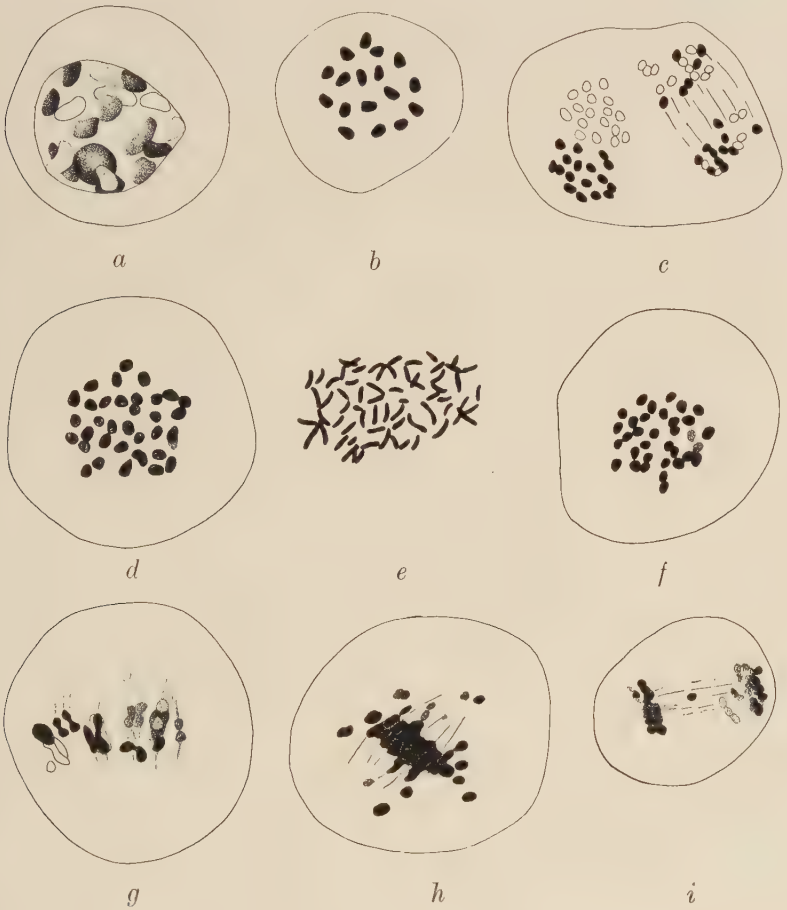


Fig. 9. *a* = *V. spuria* Nr. 4 × *V. Bachofeni* Nr. 66: Diakinese; *b*—*c* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. Bachof.* Nr. 66: *b* = heterotype Anaphase, *c* = homöotype Anaphase; *d* = *V. spicata* Nr. 23 × *V. crassifol.* Nr. 27: heterotype Metaphase; *e* = *V. Bachof.* Nr. 66 × *V. longifol.* Nr. 30: somatische Kernplatte; *f* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: heterotype Metaphase; *g*—*h* = *V.* orch. Nr. 54 × *V. crassifol.* Nr. 27: heterotype Metaphase; *i* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. longifol.* Nr. 30: heterotype Anaphase.

Auf das mutmaßliche Zustandekommen der vom Normalfall (2n = 51) abweichenden Diploidzahl (2n = 68) bei diesen Bastarden soll später im Zusammenhang mit der Besprechung der F_2 noch näher eingegangen werden.

b) Die Reduktionsteilung.

Die untersuchten Bastarde verhielten sich bei der Pollenbildung so gleichartig, daß die Vorgänge bei den Reifeteilungen nicht für jede Kreuzung getrennt beschrieben werden müssen. Wenn bei den einzelnen Bastarden Unregelmäßigkeiten auftreten, so unterscheiden sie sich nicht der Art nach, sondern nur hinsichtlich der Häufigkeit des Vorkommens. Eine Ausnahme macht die Kombination Nr. 3018 *V. longifolia* Nr. 30 (n = 34) × *V. orchidea* Nr. 54 (n = 17), die aus diesem Grunde eine gesonderte Darstellung finden soll.

Die Eignung der Bastarde zu den zytologischen Untersuchungen ist im Vergleich zu der der Eltern geringer.

Die Färbung mit Heidenhain-Hämatoxylin gelingt nicht immer gut, da das Plasma vielfach zu dunkel bleibt und bei weiterem Ausdifferenzieren dann auch die Chromosomen an Farbe verlieren. Dies tritt besonders in den Metaphasen und Anaphasen der ersten und zweiten Teilung hervor, während die Diakinesestadien meist gut gefärbt sind. Ein analoges Verhalten wurde auch schon bei anderen Bastarden beobachtet, so von Clausen (1926) bei *Viola*. Zufolge dieser technischen Schwierigkeiten, die die Untersuchung der Bastarde bereitete, und den bei der zweiten Teilung auftretenden Verklumpungserscheinungen konnte ich leider die Untersuchungsergebnisse nicht auf eine entsprechend große Anzahl von Präparaten stützen, wie es wünschenswert gewesen wäre.

Die Diakinese unterscheidet sich in dem bereits für die Eltern dargelegten Ablauf nicht wesentlich (vgl. S. 514). Bemerkenswert ist, daß in mehreren Diakinesekernen bei allen Bastarden eine oder in wenigen P. M. Z. auch zwei ringförmige Bildungen beobachtet wurden, die sich aus mehr als zwei Chromosomen zusammensetzen. Die genaue Zahl der Glieder ist nicht immer leicht zu ermitteln, da die Einheiten nicht scharf genug gegeneinander abgegrenzt sind, sondern die Enden meist ineinander übergehen. Doch konnten in einigen Fällen mit ziemlicher Sicherheit vier Chromosomen unterschieden werden.

In der für die Feststellung der Zahlenverhältnisse günstigen Metaphase lassen sich in der Polansicht in der Regel 34 gesonderte Einheiten deutlich wahrnehmen. Fig. 9*f* stellt eine Metaphaseplatte für Nr. 3017 mit 34 Chromosomen dar. Zuweilen ist die Zahl etwas niedriger oder höher. So fanden sich bei der Kombination Nr. 3015 auch die Zahlen 29, 30, 31, 32, 33, 35 und 36 neben der Zahl 34 vor. Die Durchsicht von 54 Kernplatten ergab folgende Zahlen:

Anzahl der Kerne	4	6	3	10	11	12	5	3
Chromosomenzahl	29	30	31	32	33	34	35	36

Bei dem Bastard Nr. 3017 fanden sich unter 36 durchmusterten Kernplatten nur zwei mit 33, eine mit 35 und eine mit 36 Chromosomen. Von den Kombinationen Nr. 3012 und 3016 standen mir nicht so viele zählbare Polplatten zur Verfügung, so daß ich bei diesen Bastarden auf statistische Angaben verzichten muß. Die zählbaren Kernplatten zeigten immer 34 Chromosomen. In allen diesen Fällen ist aber zu vermuten, daß, wie in dem genauer studierten Fall von Nr. 3015, eine gewisse Variabilität in der Chromosomenzahl auftritt.

Die Erklärung der Varianten dürfte die folgende sein: Die niedrigeren Werte deuten auf eine Vereinigung von Chromosomen zu multivalenten Einheiten hin, mit denen auch die im folgenden zu betrachtenden Störungen im Teilungsmechanismus in Beziehung zu bringen sein dürften. Die höheren Zahlen aber sind wohl auf die Gegenwart von ungepaarten Chromosomen zurückzuführen.

Ehe auf einige bei den Bastarden auftretende Unregelmäßigkeiten näher eingegangen werden soll, mag betont werden, daß diese keineswegs häufig vorkommen, wie dies vielleicht nach den nun folgenden Ausführungen den Anschein haben könnte.

Es fanden sich zahlreiche Antheren vor, bei denen nicht eine einzige Störung im geordneten Teilungsablauf zu bemerken war.

Die meisten Unregelmäßigkeiten konnten bei der Kreuzung Nr. 3015 beobachtet werden. In weiterem Abstande folgen die Bastarde Nr. 3016, Nr. 3012 und Nr. 3017.

Die Spindelansicht macht in der Mehrzahl der Fälle einen durchaus regelmäßigen Eindruck. Nur zweimal konnte ich in demselben Pollenfach bei Nr. 3016 eine Seitenansicht finden, wie sie Fig. 9*h* wiedergibt. Dieses Bild zeigt eine beträchtliche Anzahl von Univalenten, die regellos über die Spindel verstreut sind. Doch läßt sich ihre Zahl nicht genau angeben, da es z. B. fraglich erscheint, ob die beiden, in der linken Hälfte der P. M. Z. sich befindenden Chromosomen je zwei sehr nahe beieinander liegende Univalente oder nur je ein in Teilung begriffenes Einzelchromosom darstellen. In frühen Metaphasestadien konnten zuweilen P. M. Z. mit zwei bis drei Univalenten beobachtet werden, die außerhalb des Äquators, aber in dessen Nähe liegen. Auf einem etwas späteren Stadium haben sich im allgemeinen auch diese in der Äquatorialplatte eingeordnet. Von einem analogen Verhalten der Univalenten berichtet Täckholm (1922) bei den *Caninae*-Rosen. Fig. 9*g* zeigt eine Pollenmutterzelle für Nr. 3016, die zwei univalente Chromosomen aufweist.

Die Erkennung der Multivalenten ist in der Seitenansicht der Metaphase zufolge der dichten Lagerung der Chromosomen nicht immer möglich. Deutlicher treten sie dagegen zuweilen während der Anaphase hervor. Fig. 9*i* zeigt vier nachhinkende Chromosomen, von denen drei eng miteinander verbunden sind und sich zum gleichen Pol begeben, während das vierte, ihnen wohl zugehörige Chromosom in den entgegengesetzten Tochterkern einbezogen wird. Ähnliche Verhältnisse gibt Fig. 10*a* wieder. Die drei oberen Chromosomen, die sich nahe dem einen Pol befinden, sind durch Spindelfasern miteinander verbunden und zeigen so ihre Zusammengehörigkeit an. Vier Chromosomen sind im Plasma zerstreut. Die beiden kleineren, punktiert gezeichneten Chromosomen sind möglicherweise schon in Auflösung begriffen.

Die Zahl der nachhinkenden Chromosomen wechselt in den einzelnen P. M. Z. In der Mehrzahl der Fälle sind es drei bis vier, in mehreren P. M. Z. wurden auch die Zahlen 7, 8, 9 und 10 gefunden. Eine gewisse Vorstellung von der Häufigkeit ihres Vorkommens mögen folgende Zahlen geben:

Kombination	3012	3015	3016	3017
Zahl der P. M. Z. ohne nachhinkende Chromosomen . .	691	266	243	186
Zahl der P. M. Z. mit nachhinkenden Chromosomen . .	150	102	78	38
Prozentsatz	21,7	27,7	24,3	16,9

Eine Zählung der Univalenten während des Metaphasestadiums, wie sie in einer kürzlich erschienenen Arbeit von Hollingshead (1932) an Weizenbastarden ausgeführt wurde, ist bei den vorliegenden Bastarden nicht von Vorteil trotz der größeren Zuverlässigkeit, die dieses Stadium für die Zählung gewährleistet; denn die Chromosomen sind, wie bereits oben erwähnt, so dicht zusammengedrängt, daß eine sichere Unterscheidung der Univalenten in der Seitenansicht der Metaphase nicht möglich ist.

Die zwischen den Polen zurückbleibenden Univalenten können sich nun verschieden verhalten, auch innerhalb derselben P. M. Z. Teils wandern sie ungeteilt zu den Polen, gemäß dem *Drosera*-Typ, teils führen sie schon in der ersten Teilung eine Längsspaltung aus (*Triticum*-Typ). Der letztere Fall scheint weitaus der häufigere zu sein. Die Univalenten sind dann von biskuitförmiger Gestalt (Fig. 10*b*); sie unterscheiden sich durch ihre geringere Größe von eventuell verspäteten Bivalenten (Fig. 10*e*), die oft in diesem

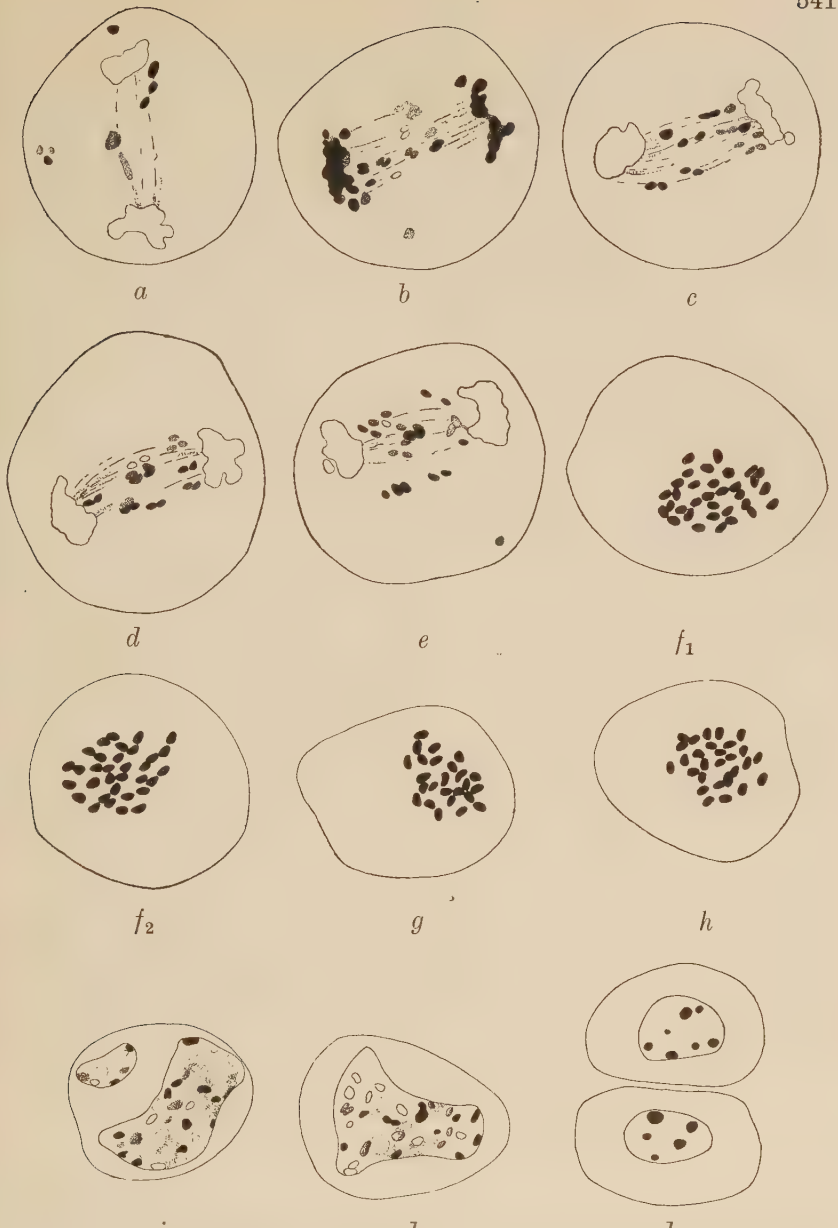


Fig. 10. *a* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. crassifol.* Nr. 27: heterotype Anaphase; *b* = *V. Bachof.* Nr. 66 × *V. longifol.* Nr. 30: heterotype Anaphase; *c* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. crassifol.* Nr. 27: heterotype Anaphase; *d* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: heterotype Anaphase; *e* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. longifol.* Nr. 30: heterotype Anaphase; f_1 u. f_2 = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: heterotype Anaphase (1 P. M. Z.); *g—h* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: heterotype Anaphase; *i—k* = *V. Bachof.* Nr. 66 × *V. longifol.* Nr. 30: Interkinese; *l* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. crassifol.* Nr. 27: Dyade.

Stadium bei der Trennung ähnliche Formen zeigen. Die Spalthälften der Univalenten wandern meist nach entgegengesetzten Polen; bei den in der Nähe der Pole liegenden, sich teilenden Einzelchromosomen ist es aber wahrscheinlich, daß beide in den gleichen Tochterkern aufgenommen werden. Fig. 10*b*, *c*, *d* und *e*, die aus Blütenknospen von verschiedenen Kreuzungen (Nr. 3012, Nr. 3016, Nr. 3017, Nr. 3015) stammen, zeigen eine überraschende Ähnlichkeit. In allen vier P. M. Z. sind mehrere sich teilende Univalente neben einigen ungeteilten zu erkennen. Fig. 10*d* zeigt beispielsweise ca. 9 Univalente, die sich eben gespalten haben, und 4 ungespaltene. In Fig. 10*c* sehen wir 7 gespaltene und 3 ungeteilte Univalente. In Fig. 10*e* sind neben ca. 7 -8 gespaltenen Einzelchromosomen 2 beträchtlich größere, die wohl verspätete Gemini darstellen. Ein gespaltenes Einzelchromosom befindet sich isoliert nahe dem einen Pol wie bei Fig. 10*d*. Ein Chromosom liegt frei im Plasma. In Fig. 10*b* sind etwa 9 geteilte Univalente und 2 ungeteilte Einzelchromosomen ersichtlich, von denen sich eines, wie bei Fig. 10*e*, außerhalb der Spindel im Plasma befindet.

Im Hinblick auf die bei den Eltern-Spezies beobachteten nachhinkenden Chromosomen ist zu betonen, daß es sich dort größtenteils nicht um univalente Chromosomen, sondern um verspätete Geminipartner handelt (vgl. Fig. 1*l*, S. 517). Demgemäß wurde bei den Eltern in keinem Fall eine Spaltung von Univalenten wie bei den Bastarden beobachtet.

Die relativ hohe Zahl von Univalenten in einigen P. M. Z. bedingt natürlich eine sehr ungleichmäßige Verteilung der Chromosomen. Die meisten P. M. Z. aber enthalten keine Univalenten, und die Teilung verläuft dann regelmäßig. Eine annähernd normale Chromosomenverteilung auf die Dyadenkerne zeigt Fig. 10f_1 und f_2, die entsprechende Anaphaseplatten aus derselben P. M. Z. darstellen. Sie sind im Interesse der Klarheit getrennt gezeichnet. In jeder P. M. Z. lassen sich deutlich je 33 Einheiten erkennen. Die fehlenden zwei Chromosomen sind anscheinend verdeckt. Eine ungleichmäßige Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne kommt in Fig. 10*g* und *h* zum Ausdruck. Die Anaphaseplatten stammen zwar aus derselben Knospe, aber nicht aus derselben P. M. Z. Fig. 10*g* weist nur 25 Chromosomen, Fig. 10*h* dagegen 28 Chromosomen auf.

Das Interkinesestadium erscheint meist ziemlich regelmäßig. Doch wurden zuweilen, entsprechend den Unregelmäßig-

keiten bei der ersten Reifungsteilung, sehr verschieden große Kerne beobachtet, die auf eine ungleiche Chromosomenverteilung schließen lassen (Fig. 10*i*). Ab und zu fanden sich in der Interkinese neben zahlreichen zweikernigen P. M. Z. ganz vereinzelt solche, die nur einen Kern enthielten (Fig. 10*k*). Es handelt sich in diesen Fällen um Restitutionskerne, aus denen in der zweiten Teilung Dyaden (Fig. 10*l*) mit der somatischen Chromosomenzahl resultieren. Dyaden wurden bei den Kombinationen Nr. 3012 und Nr. 3015 aber nur relativ selten beobachtet. Bei der Kreuzung Nr. 3016 waren sie jedoch etwas häufiger anzutreffen. Überzählige Kerne sah ich nur wenige in den Präparaten, so daß anzunehmen ist, daß die Mehrzahl der Univalenten entweder in die Tochterkerne einbezogen oder z. T. auch vom Plasma eliminiert werden.

Leider ist es mir trotz wiederholter Versuche nicht gelungen, bei den verschiedenen Bastarden homöotype Metaphaseplatten zu erhalten, die eine einwandfreie Zählung zuließen. Die Chromosomen sind in diesem Stadium derartig dicht zusammengedrängt, daß mir eine klare Unterscheidung unmöglich war. Auch die Anwendung anderer Fixiermethoden blieb ohne den gewünschten Erfolg. So fixierte ich im Juni 1932 die Blütenknospen der Bastarde nach der Methode von Kihara (1927), der bei einigen *Rumex*-Arten zur Verhütung der Verklumpung vor der Fixierung ein mehrstündiges Wässern der Objekte empfiehlt. Außerdem versuchte ich, die Antheren aus den Knospen herauszupräparieren, um so ein rascheres Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu bewirken. Auch die gleichzeitige Anwendung zweier Fixiermittel (Carnoy-Flemming und Carnoy-Navashin), die sich bei andern Pflanzen vorzüglich bewährt haben, blieb ohne Erfolg. Es wurde weiterhin versucht, nach Jaretzky die Objekte noch einige Zeit während der Fixierung auf dem Wärmeofen zu belassen.

Die Zählungen ergaben meist nur annähernde Werte. In einigen Fällen konnte ich 31 Chromosomen mit ziemlicher Sicherheit wahrnehmen. Fig. 11*a* zeigt eine P. M. Z. für Nr. 3017 in der Metaphase der zweiten Teilung. Beide Teilungsfiguren sind in Polansicht zu sehen. In der oberen Platte lassen sich ca. 34 Chromosomen wahrnehmen, während in der unteren Platte etwa 30 Einheiten unterschieden werden können.

Von dem Grade der Regelmäßigkeit, der die erste Teilung kennzeichnete, wird auch der Verlauf der zweiten Teilung abhängig sein.

Als Unregelmäßigkeiten bei der zweiten Teilung wurden zuweilen P. M. Z. beobachtet, die neben den normalen Spindeln noch eine Zwergspindel erkennen ließen; diese verdankt wohl der Bildung eines Kleinkerns während der Interkinese ihren Ursprung (Fig. 11*b*). Aus solchen P. M. Z. entstehen dann statt Tetraden sogenannte Hexaden (Fig. 11*c*), die sich aber nur selten in den Präparaten vorfanden. Verhältnisse, wie sie den in Fig. 10*k* und *i*

Fig. 11. *a* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: homöotype Metaphase; *b* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. longifol.* Nr. 30: homöotype Metaphase; *c* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: Hexade; *d—f* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. longifol.* Nr. 30: homöotype Metaphase; *g* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. spicata* Nr. 23: Pentade; *h* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. longifol.* Nr. 30: homöotype Anaphase; *i* = *V. orch.* Nr. 54 × *V. crassifol.* Nr. 27: Heptade; *k—l* = *V. longifol.* Nr. 30 × V. *orch.* Nr. 54; *k* = heterotype Anaphase, *l* = heterotype Metaphase.

(S. 541) abgebildeten P. M. Z. entsprechen, sehen wir in Fig. 11*d* und *e*. In Fig. 11*d* befindet sich ein Chromosom frei im Plasma. Die übrigen Chromosomen sind alle in eine Spindel eingeschlossen, so daß dieses Bild zunächst den Eindruck einer heterotypen Metaphase erwecken könnte. Alle übrigen P. M. Z. des Antherenfachs befanden sich aber in der zweiten Teilung. In Fig. 11*e* sind die zwei Spindeln sehr ungleich groß; die vier Chromosomen, die sich im Plasma befinden, stellen wohl Univalente dar, die sich in der ersten Teilung bereits gespalten haben. Die Einzelchromosomen, die schon in der ersten Teilung eine Äquationsteilung ausgeführt haben, spalten sich in der zweiten Teilung nicht mehr, sondern liegen hier im Plasma z. T. als unförmige Chromatinkomplexe, deren Einheiten sich nicht mehr erkennen lassen (Fig. 11*f*).

Aus solchen P. M. Z. entstehen dann „Tetraden" mit fünf Zellen, die untereinander oft sehr verschiedene Größe aufweisen (Fig. 11*g*). Diese wurden bei den Bastarden häufiger beobachtet als Hexaden.

In der homöotypen Anaphase wird ein Zurückbleiben von Chromosomen nur selten beobachtet. In Fig. 11*h* sind drei Paare von Nachzüglern zu erkennen. Es handelt sich vermutlich um univalente Chromosomen, die sich während der ersten Teilung nicht gespalten haben und nun die Äquationsteilung ausführen. Ein Chromosom der einen Spindel ist durch Spindelfasern mit einem Chromosom der anderen verbunden. Eine zweimalige Spaltung von Univalenten, wie sie z. B. von Täckholm (1922) bei den *Caninae*-Rosen und Clausen (1924, 1926) bei *Viola* beobachtet wurde, scheint nicht vorzukommen.

Für das Zustandekommen von 7zelligen „Tedraden" (Fig. 11*i*), die ich zweimal im gleichen Pollenfach gefunden habe, fand ich in den Präparaten keine Erklärung.

Die Kreuzung Nr. 3018.

Aus der Kreuzung Nr. 3018 *V. longifolia* Nr. 30 × *V. orchidea* Nr. 54 war eine einzige, völlig sterile Bastardpflanze hervorgegangen. Die Fixierung der Blütenknospen dieser Pflanze, die im ersten Jahr nicht gelungen war, wurde im folgenden Sommer wiederholt. Doch fiel sie auch diesmal nicht viel günstiger aus. Dazu kam, daß der Bastard, der im ersten Jahr an allen Zweigen reichlich Blüten angesetzt hatte, im zweiten Jahr nur an einem Seitenzweig

wenige Blütenähren zur Entwicklung brachte. So konnte kein sehr großes Material verarbeitet werden. Es wurden ca. 180 Knospen geschnitten.

Die Degenerationserscheinungen bei der Pollenentwicklung setzen nicht erst nach der Tetradenbildung ein, sondern sind auf jeder Teilungsstufe anzutreffen. Zuweilen werden beide Antheren von der Degeneration gleichmäßig betroffen. In weitaus den meisten Fällen aber macht der Inhalt der einen Anthere einen durchaus normalen Eindruck, während in der anderen die Störungen bereits eingesetzt haben. Häufig ist die erwähnte Verschiedenheit in der Degeneration auch zwischen den beiden Pollenfächern derselben Anthere anzutreffen.

In ganz jungen Antheren, in denen sich die Pollenmutterzellen noch im festen Verband in der Synapsis befanden, waren die Tapetenzellen bereits degeneriert und nur noch als dunkel gefärbte Zellreihe zu erkennen. Häufig konnte auch eine Wucherung des Tapetums ins Innere des Pollenfachs wahrgenommen werden. Daß unter diesen Umständen auch die jungen P. M. Z. in ihrer Entwicklung gehemmt werden, zeigte zuweilen die zweite Anthere derselben Knospe. Die bereits abgerundeten P. M. Z. waren mit einem dichten, schwarzen Inhalt gefüllt, der nur noch einen schmalen Plasmasaum frei ließ. Auf einem späteren Stadium ist dann das ganze Pollenfach von einer dunkel gefärbten strukturlosen Masse erfüllt, die keine einzelnen Zellen mehr erkennen läßt. Solche Bilder fanden sich sehr zahlreich in den Präparaten. Nicht alle P. M. Z. degenerieren schon auf einem solch frühen Entwicklungsstadium. In mehreren Knospen ließ sich ihr weiteres Schicksal verfolgen.

Da ich in meinem Material nur vereinzelte Diakinesekerne angetroffen habe, und diese außerdem nicht gut fixiert waren, konnten sie für ein näheres Studium dieser Entwicklungsphase nicht in Frage kommen. In der heterotypen Metaphase traten häufig Seitenansichten mit zahlreichen Univalenten auf, wie sie bereits für eine P. M. Z. der Kreuzung Nr. 3016 abgebildet wurden (Fig. 9*h*, S. 537). Regelmäßige Polplatten bekam ich nicht zu sehen. Auch wurden nur wenige Spindelansichten gefunden, die einen annähernd normalen Eindruck machten. Viel häufiger waren dagegen P. M. Z. anzutreffen, die Anzeichen beginnender Degeneration trugen. Eine solche P. M. Z. ist in Fig. 11*l* abgebildet. Kleinere und größere Chromatinkomplexe sind unregelmäßig im Plasma zerstreut. In den P. M. Z., die sich noch bis zur Anaphase entwickeln konnten, waren

meist die beiden Tochterkerne durch Chromatinbrücken miteinander verbunden (Fig. 11 *k*). Nur ganz selten wurde ein normales Verhalten wahrgenommen. Die wenigen beobachteten P. M. Z. in der Interkinese und der zweiten Teilung waren bereits degeneriert, so daß sich über diese Teilungsstadien keine näheren Angaben machen lassen. Daß auch ± normale Verhältnisse in den genannten Entwicklungsstufen vorkommen müssen, zeigen die beobachteten Tetraden, die zuweilen ein ganz regelmäßiges, gesundes Aussehen hatten und keine Kleinkerne oder überzähligen Zellen aufwiesen. Es besteht deshalb die Möglichkeit, daß ausnahmsweise auch einige normale und vielleicht keimfähige Pollenkörner gebildet werden können (vgl. auch die Ergebnisse der Pollenzählung für diese Pflanze S. 554).

In allen Antheren kam die enge Wechselbeziehung zwischen Tapetum und P. M. Z. zum Ausdruck. Waren die Tapetenzellen degeneriert, dann war auch eine Degeneration der P. M. Z. zu verzeichnen. Hatte dagegen das Tapetum ein annähernd gesundes Aussehen, dann waren die P. M. Z. gleichfalls ± normal.

Abschnitt VII.

Die F_2-Generation der Bastarde zwischen verschieden-chromosomigen Eltern.

Von der F_2 Generation der Bastarde untersuchte ich zwölf Pflanzen der Nr. 3129, die von Härle durch Selbstbestäubung einer Pflanze der Kreuzung Nr. 3012 *V. Bachofeni* Nr. 66 (n = 17) × *V. longifolia* Nr. 30 (n = 34) erhalten worden waren. Da die Pflanzen bei Abschluß der Arbeit noch nicht blühreif waren, mußte ich mich bei der Feststellung der Chromosomenzahl auf das Studium von somatischen Mitosen an Wurzelspitzen beschränken. Bei zehn Pflanzen fanden sich stets Zahlen zwischen 62 und 69 vor; bei zwei Pflanzen konnte ich die Chromosomenzahl nicht feststellen, da die Wurzelspitzen fast keine Teilungen aufwiesen.

Dagegen verfolgte ich den Verlauf der Reduktionsteilung bei der Kombination Nr. 3107, der F_2 des Bastards Nr. 3017 *V. orchidea* Nr. 54 (n = 17) × *V. spicata* Nr. 23 (n = 34), bei fünf willkürlich herausgegriffenen Pflanzen. Sowohl in der heterotypen als auch in der homöotypen Metaphase konnte jeweils die Haploidzahl 34 ermittelt werden. Die Teilungen sind von bemerkenswerter Regelmäßigkeit. Es fanden sich nur ganz selten nachhinkende Chromosomen während der heterotypen Anaphase vor. Nach den übrigen

zytologischen Befunden bei den Bastarden zu urteilen, die, wie wir gesehen haben, für alle Kreuzungen ziemlich übereinstimmend sind, hat die Vermutung alle Wahrscheinlichkeit für sich, daß die F_2 der hier nicht untersuchten Kreuzungen dieselben Zahlenverhältnisse aufweisen werden.

Abschnitt VIII.

Kreuzungsergebnisse und zytologische Befunde.

Die Frage war nun, ob sich die Kreuzungsergebnisse von Härle mit den zytologischen Befunden in Einklang bringen lassen.

Wie schon oben S. 531 dargelegt, teilte Härle die Arten und Formen der Sektion nach ihrem Kreuzungsverhalten in zwei Gruppen ein. Glieder derselben Gruppe lassen sich untereinander leicht verbinden, während die Pflanzen der beiden verschiedenen Gruppen nur schwer gekreuzt werden können. Nach der zytologischen Analyse liegt der Grund für das verschiedene Verhalten im allgemeinen in der ungleichen Chromosomenzahl (vgl. S. 530), indem gleichchromosomige Arten sich leicht bastardieren lassen, wogegen eine Verbindung verschieden-chromosomiger Formen nur schwer gelingt.

Im folgenden sollen uns nur noch die Verbindungen verschiedenchromosomiger Eltern beschäftigen.

Durch Kreuzung von solchen verschieden-chromosomigen Eltern wurden zumeist Kapseln von normaler Ausbildung erhalten. Diese enthielten neben mehreren kleinen, z. T. staubfeinen Samen vereinzelte normale, keimfähige Körner. Eine Befruchtung dürfte hier demnach immer vorkommen; die Embryonen aber werden oft wohl auf einem früheren oder späteren Stadium gehemmt und gelangen nicht zur vollen Entwicklung.

Aus diesen vereinzelten normalen Samen entstanden die folgenden Kombinationen (Die Anzahl der von jeder Kreuzung erhaltenen Pflanzen ist jeweils in Klammer beigefügt):

Nr. 4,7	*V. spuria*	Nr. 4	×	*V. incana* Nr. 2	(50 Pflanzen)
Nr. 3009	*V. Bachofeni*	Nr. 66	×	*V. spicata* Nr. 23	(1 „)
Nr. 3010	*V. Bachofeni*	Nr. 66	×	*V. incana* Nr. 2	(1 „)
Nr. 3012	*V. Bachofeni*	Nr. 66	×	*V. longifolia* Nr. 30	(5 „)
Nr. 3015	*V. orchidea*	Nr. 54	×	*V. longifolia* Nr. 30	(7 „)
Nr. 3016	*V. orchidea*	Nr. 54	×	*V. crassifolia* Nr. 27	(11 „)
Nr. 3017	*V. orchidea*	Nr. 54	×	*V. spicata* Nr. 23	(8 „)
Nr. 3109	*V. orchidea*	Nr. 54	×	*V. incana* Nr. 13	(2 „)
Nr. 3018	*V. longifolia*	Nr. 30	×	*V. orchidea* Nr. 54	(1 „)
Nr. 3019	*V. longifolia*	Nr. 30	×	*V. foliosa* Nr. 26	(2 „).

Sämtliche Bastarde waren ± intermediär zwischen den Eltern.

Nun aber ist auffallend, daß die Kreuzungen mit den 17 chromosomigen Formen als Mutter sich offenbar leichter durchführen ließen, als die, bei denen 34 chromosomige Mütter verwendet wurden. Härle gelang es nur in zwei Fällen, eine Kreuzung mit einer 34-chromosomigen Spezies als Mutter zu realisieren; nämlich *V. longifolia* Nr. 30 × *V. orchidea* Nr. 54 und *V. longifolia* Nr. 30 × *V. foliosa* Nr. 26. Beide Verbindungen zeigten sich mutterähnlich. Unter diesen beiden Kreuzungen aber ist die Kombination *V. longifolia* Nr. 30 × *V. orchidea* Nr. 54 von besonderem Interesse, weil auch die reziproke Verbindung hergestellt werden konnte. Diese ließ ebenfalls wieder mehr den Einfluß der Mutter erkennen.

Bemerkenswert ist ferner, daß die Verbindungen mit einer 34chromosomigen Art als Mutter steril waren, während im umgekehrten Falle immer Fertilität beobachtet wurde. Wie wir dies zu erklären versuchen, soll weiter unten dargetan werden.

Zuvor wenden wir uns zur Betrachtung der F_2, soweit sie untersucht werden konnte. Hier war ja, wie Härle gezeigt hat, besonders auffallend die Konstanz, welche bei den durch Selbstbestäubung einer Pflanze der F_1 erhaltenen Formen beobachtet wurde. Härle (S. 76) äußert sich dazu folgendermaßen: „Sehr konstant war ferner die F_2-Generation der Bastarde Nr. 3016 *V. orchidea* × *V. crassifolia* und Nr. 3017 *V. orchidea* × *V. spicata*, von denen je nur eine Pflanze der F_1 bestäubt wurde. Die 468 bezw. 740 Pflanzen der F_2 glichen alle fast vollkommen der Mutterpflanze, mit nur sehr geringer Variation der Blattform. Die Pflanzen der Nr. 3107, der F_2 des Bastards Nr. 3017 zeigen alle den mehr *spicata*-ähnlichen Typ der F_1-Mutterpflanze und sind wie diese fast ganz drüsenfrei. Ähnlich verhalten sich auch die F_2-Pflanzen des Bastards 3012, die in allen wesentlichen Merkmalen mit der F_1-Mutterpflanze übereinstimmen und nur eine relativ geringe Variation der Blattform zeigen." Eine Ausnahme machte Nr. 3117, die F_2 des Bastards *V. orchidea* Nr. 54 × *V. longifolia* Nr. 30, die gegenüber den genannten Verbindungen stärkere Aufspaltung zeigte.

Die Frage nach den Ursachen dieser Konstanz hat uns nun näher zu beschäftigen. Werfen wir zunächst einen Blick auf die Literatur zu dieser Frage.

In den letzten Jahren sind zahlreiche Fälle bekannt geworden, in denen Bastarde durch Verdoppelung der Chromosomenzahl in konstant züchtende, fertile, sich weiterhin wie eine reine Art ver-

haltende Formen übergegangen sind. Meist fielen die neuen Pflanzen durch ihre gesteigerte Fertilität im Vergleich zur F_1-Generation auf. Über die Art und Weise ihrer Entstehung, sowie über den Zeitpunkt, in welchem die Verdoppelung der Genome stattgefunden hat, ist im Zusammenhang mit den Problemen der Artentstehung schon viel diskutiert worden.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit hat Winge (1932) eine große Anzahl bisher bekannter Beispiele zusammengestellt. In acht Fällen ist nach Winge die Verdoppelung bereits im Soma der F_1-Pflanze (Winges Hypothese der „indirekten Chromosomenbindung" 1917) erfolgt, in fünf Fällen dagegen durch eine Vereinigung diploider Gameten, also durch Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung der F_1 entstanden. Die Verhältnisse bei weiteren elf Beispielen sind noch ungeklärt.

Daß auch durch eine teilweise Verdoppelung der Chromosomenzahl (doppelte Spaltung von Univalenten) konstante neue Formen entstehen können, lehren die Erfahrungen Clausens (1926) an *Viola (Viola hyperchromatica)*. In diese Rubrik gehört nach Ansicht Clausens auch der Fall von Bremer (1923) bei *Saccharum*.

Die zytologischen Befunde bei unseren Bastarden zeigen nun, daß es sich nicht um eine einfache Verdoppelung der Chromosomenzahl oder um eine teilweise Chromosomenvermehrung etwa nach Art der zuletzt genannten Beispiele handeln kann.

Als auffallendes Ergebnis hatten die zytologischen Untersuchungen der Wurzelspitzen einiger F_1-Pflanzen nicht die erwartete Diploidzahl $2n = 51$, sondern $2n = 68$ gezeigt. Aus der Kreuzung von 17chromosomigen Individuen mit 34chromosomigen waren Pflanzen mit diploid 68 Chromosomen hervorgegangen. Die neue Form war also bereits in der F_1 aufgetreten. Die Untersuchung von einigen Pflanzen der F_2 ergab wiederum die Diploidzahl 68.

Eine Verbindung der genetischen mit den zytologischen Resultaten legt daher die Vermutung nahe, daß die fertilen F_1-Bastarde durch Vereinigung einer diploiden Gamete der Mutter mit einer normalen Keimzelle des Vaters entstanden sein dürften.

Entsprechende Fälle sind auch aus der neueren Literatur bekannt geworden.

So erhielten Eghis (1927) und Rybin (1927) aus der Kreuzung *Nicotiana tabacum* L. ($n = 24$) × *Nicotiana rustica* L. ($n = 24$) unter metromorphen Pflanzen ein triploides Exemplar mit somatisch 72 Chromosomen, das bei Selbstbestäubung keine Samen ergab,

dagegen bei Bestäubung mit anderen Tabakarten wenig Samen ansetzte. Die Reduktionsteilung dieses Bastards verlief sehr unregelmäßig. Aus der Kreuzung dieser triploiden Pflanze mit *Nicotiana rustica* var. *texana* (n = 24) ging unter anderen ein fertiles 96-chromosomiges Individuum mit normaler Meiosis hervor. Sowohl die sterile triploide, als auch die fertile tetraploide Pflanze sind durch Befruchtung einer diploiden Eizelle von *Nicotiana tabacum* bezw. einer solchen des triploiden Bastards mit einer normalen Keimzelle von *Nicotiana rustica* entstanden.

Auf die Arbeit von Crane und Darlington (1927) bei *Rubus* werden wir später noch näher zu sprechen kommen.

Nach Emerson und Beadle (1930) trat bei der Kreuzung *Euchlaena perennis* (n = 20) × *Zea Mays* (n = 10) unter ziemlich sterilen triploiden Bastarden eine fertile 40chromosomige, also tetraploide Pflanze auf, die Ähnlichkeit mit dem normalen diploiden Bastard zwischen „annual teosinte" und Mais zeigt.

Darlington (1931) erhielt aus der Kreuzung einer tetraploiden Spezies von *Primula sinensis* mit der diploiden Form neben zwei triploiden Pflanzen auch zwei tetraploide Individuen.

Die Kreuzung von diploiden mit tetraploiden Varietäten von *Campanula persicifolia* wies nach Gairdner und Darlington (1931) einen hohen Prozentsatz an tetraploiden fertilen Pflanzen auf. So waren von zehn Sämlingen bei der Kreuzung 2n × 4n sieben tetraploid und zwei triploid (eins unbestimmt) und bei der reziproken Kombination 4n × 2n unter 50 Pflanzen acht tetraploid und 23 triploid (eins diploid). Die triploiden Pflanzen waren jeweils steril.

Weiterhin berichten Andersson-Kottö und Gairdner (1931) von einer tetraploiden fertilen Pflanze die aus der Kreuzung *Dianthus sinensis* (n = 30) × *Dianthus Knappii* (n = 15) entstanden war. Die triploiden Bastarde dieser Kreuzung waren alle steril. Die fertile tetraploide Pflanze unterschied sich morphologisch nicht von den triploiden Individuen.

In den Beispielen von *Euchlaena* und *Zea Mays*, *Primula sinensis*, *Campanula persicifolia* (4n × 2n) und *Dianthus* waren die tetraploiden Formen durch Befruchtung einer normalen Eizelle mit einem diploiden Pollenkorn entstanden; in dem Falle von *Campanula persicifolia* (2n × 4n) dagegen durch Vereinigung einer diploiden Eizelle mit einem haploiden männlichen Gameten.

Gairdner und Darlington (1931) führen das relativ häufige Auftreten von tetraploiden Formen im Vergleich zu den triploiden Pflanzen bei *Campanula persicifolia* auf dieselben Ursachen zurück, die Watkins (1930) für Weizenbastarde angegeben hatte; nämlich auf Unverträglichkeit der Chromosomensätze von Embryo und Endosperm. Vielleicht dürfen bei den vorliegenden Kreuzungen für die stets in großer Zahl vorhandenen untauglichen Samen ähnliche Ursachen angenommen werden.

Versuchen wir, die Verhältnisse bei unseren Bastarden an Hand einer bestimmten Kombination klarzulegen. Als Beispiel sei die Kreuzung Nr. 3012 *Veronica Bachofeni* Nr. 66 (n = 17) × *V. longifolia* Nr. 30 (n = 34) gewählt. Das einfache Genom von *V. Bachofeni* sei B. Betrachten wir die *V. longifolia* als tetraploide Form, so hat diese, wenn wir die beiden identischen Chromosomensätze jeweils mit LL bezeichnen, die Konstitution LLLL.

Nehmen wir nun, wie oben (S. 550) dargelegt, an, daß bei *V. Bachofeni* eine diploide Eizelle in die Kreuzung eingeht, so müßte die Eizelle die Konstitution BB haben. Verbindet sich diese mit einer Pollenzelle LL von *V. longifolia*, so erhalten wir einen Bastard von der Konstitution BBLL.

Bei der Konstanz der Bastarde ist anzunehmen, daß die identischen, von der gleichen Art stammenden Chromosomen sich paaren (Autosyndese). So müßten also immer nur Keimzellen von der Konstitution BL gebildet werden, wogegen Gameten von der Konstitution BB und LL fehlen würden.

Bei Selbstbestäubung dieses Bastards erhielten wir unter diesen Voraussetzungen in der F_2 Pflanzen, die wiederum die gleiche Zusammensetzung wie die F_1 aufweisen, nämlich BBLL. In der F_2 entständen somit konstante Formen, die der F_1 der Mutterpflanze gleichen und ± intermediär zwischen den Ursprungsarten sind.

Inwieweit wir diesen Fall bei den vorliegenden Bastarden verwirklicht finden, darüber werden uns erst weitere umfangreiche Kultur- und Kreuzungsstudien in Verbindung mit zytologischen Untersuchungen Aufschluß geben können.

Das bei der Reduktionsteilung beobachtete gelegentliche Auftreten von Vierergruppen weist darauf hin, daß mindestens einige Chromosomen des Genoms L einer entsprechenden Anzahl des Genoms B homolog sind. Neben ausgesprochener Autosyndese scheint also auch noch Paarung nach dem Zufall oder Allosyndese

vorzukommen. Vielleicht ist darauf die bei der F_2 der Kreuzung Nr. 3015 erwähnte stärkere Aufspaltung zurückzuführen.

Von einem analogen Fall berichten Crane und Darlington (1927). Aus der Kreuzung *Rubus rusticanus (inermis)* (n = 7) × *Rubus thyrsiger* (n = 14) entstanden drei Pflanzen RT_2, RT_3 und RT_4. RT_2 und RT_3 waren untereinander gleich und ausgesprochen vaterähnlich. RT_4 dagegen wies neben einigen Merkmalen des Vaters weitgehende Übereinstimmung mit der Mutterpflanze auf. RT_2 und RT_3 waren triploid (2n = 21), die Pflanze RT_4 dagegen tetraploid (2n = 28). RT_4 zeigte im Vergleich zu den Eltern einen höheren Prozentsatz an gutem Pollen und war vollkommen selbstfertil. Auf Grund der genetischen und zytologischen Tatsachen schließen die Verfasser, daß die Pflanze RT_4 durch die Befruchtung einer diploiden Eizelle von *Rubus rusticanus* mit einem normalen Pollenkorn von *Rubus thyrsiger* entstanden ist. In der Reduktionsteilung der RT_4-Pflanze treten wie bei unseren Bastarden zum Teil multivalente Chromosomengruppen auf, was auf eine gewisse Ähnlichkeit der hier als nicht identisch angenommenen beiden Genome von *Rubus thyrsiger* mit dem Chromosomensatz von *Rubus rusticanus* schließen läßt.

Aus den Kreuzungsergebnissen von Crane und Darlington (1927) an *Rubus* lassen sich aber auch noch andere Beziehungen zu unseren Untersuchungen herausstellen.

Aus den Kreuzungsstudien an *Rubus rusticanus* × *Rubus thyrsiger* und der hexaploiden „*Loganberry*" (n = 21) mit diploiden Spezies (z. B. *Rubus rusticanus* var. *inermis* n = 7) und anderen geht hervor, daß in der Gattung *Rubus* Bastarde verschieden-chromosomiger Eltern nur dann fertil sind, wenn sie durch Verschmelzung von nicht reduzierten Gameten des einen Elters mit normalen, reduzierten der anderen Spezies entstanden sind. Alle normalen derartigen Bastarde dagegen sind steril.

Diese Ergebnisse an *Rubus* zeigen mit den bisherigen Beobachtungen an unseren Bastarden manche Übereinstimmung. Wie schon erwähnt, sind sämtliche Bastarde mit Ausnahme von Nr. 3018 und Nr. 3019 stark fertil. Aus Pollenzählungen einiger Kombinationen erhielt ich folgende Werte:

Nr. 3015 ca. 92 % guter Pollen
Nr. 3012 „ 99 % „ „
Nr. 3016 „ 96 % „ „
Nr. 3017 „ 99 % „ „

Bei den entsprechenden Elternformen kamen dagegen nachstehende Zahlen vor:

Veronica orchidea Nr. 54	72 %	guter Pollen
„ *spicata* Nr. 23	59 %	„ „
„ *longifolia* Nr. 30	83 %	„ „
„ *grandis* Nr. 66	77 %	„ „

Vergleichen wir schließlich noch die Bastarde Nr. 3018 und Nr. 3019. Bei Nr. 3018 fanden sich unter 52 Antheren nur 5, die vereinzelte gesunde Pollenkörner aufwiesen, die übrigen waren völlig steril. Ähnlich verhielt es sich bei der Kombination Nr. 3019. Bezüglich der Kapselausbildung ist nach den Angaben Härles zu bemerken, daß bei Nr. 3018 und einer Pflanze von Nr. 3019 überhaupt keine Kapseln ausgebildet wurden. Bei der anderen Pflanze von Nr. 3019 kamen nur ganz selten und dann sehr kleine Kapseln zur Entwicklung, die aber nicht mehr als ein bis zwei Samen enthielten.

Bei beiden Kombinationen Nr. 3018 (*V. longifolia* Nr. 30 × *V. orchidea* Nr. 54) und Nr. 3019 (*V. longifolia* Nr. 30 × *V. foliosa* Nr. 26) ist jeweils die tetraploide Spezies als Mutter, die diploide Form als Vater verwendet. Auf die diesbezüglichen reziproken Unterschiede bei den Kreuzungen Nr. 3015 und Nr. 3018 wurde bereits weiter oben (S. 549) aufmerksam gemacht.

In Verbindung mit den Resultaten von Crane und Darlington bei *Rubus* und den übrigen erwähnten Beispielen aus der Literatur möchte man annehmen, daß die Kreuzungen Nr. 3018 und Nr. 3019 echte triploide Bastarde darstellen und den Bastardpflanzen RT_2, RT_3, sowie den F_1-Pflanzen von *Rubus rusticanus (inermis)* ($2n = 14$) × *Rubus laciniatus* ($2n = 28$) entsprechen. Die Richtigkeit dieser Vermutung müßte allerdings noch durch die Feststellung der Chromosomenzahl bestätigt werden.

Die Entstehung fertiler Bastarde verschieden-chromosomiger Eltern in der Sektion *Pseudolysimachia* wird natürlich wie in der Gattung *Rubus* mehr oder weniger vom Zufall abhängig sein, d. h. von dem Vorkommen befruchtungsfähiger, diploider Eizellen. So waren nach Härle aus vielen durchgeführten Kreuzungen zwischen verschieden-chromosomigen Arten überhaupt keine Bastardpflanzen hervorgegangen (vgl. dazu die Kreuzungstabelle von Härle auf S. 58).

Daß aus einer Vereinigung normaler Keimzellen ausnahmsweise allerdings sterile Bastardindividuen hervorgehen können, würden die Kreuzungen Nr. 3018 und Nr. 3019 beweisen, falls diese sich in der Tat als triploid zeigen sollten.

Eine Mittelstellung in bezug auf ihr Kreuzungsverhalten nimmt nach Härle die stark *longifolia*-ähnliche *V spuria* Nr. 4 ein, indem sie sich auch verhältnismäßig leicht mit *V. longifolia* und *V. incana* kreuzen läßt. Es wäre denkbar, daß diese Form zufolge ihrer Hybridität eine größere Zahl diploider Gameten bei der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen ausbildet.

Indessen wird es Aufgabe künftiger Untersuchungen sein müssen, die Bildung der diploiden Gone im weiblichen Gametophyten zu verfolgen. Ebenso bedürfen die gewonnenen Ergebnisse, die im Rahmen dieser Arbeit nur auf Grund eines relativ kleinen Pflanzenmaterials gewonnen werden konnten und daher mehr oder weniger nur den Charakter von Stichproben tragen, der Ergänzung durch weitere umfangreiche, hybridologische und zytologische Studien.

Abschnitt IX.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es wird eine allgemeine Beschreibung der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen verschiedener *Veronica*-Arten der Sektion *Pseudolysimachia*, welche zu den Kreuzungsversuchen verwendet wurden, gegeben. In der Diakinese und der heterotypen Metaphase ist die Affinität eines Chromosomenpaares zuweilen etwas abgeschwächt, was sich in der Metaphase durch vorzeitige Trennung der Partner bemerkbar macht. In der Anaphase treten in verschiedenen P. M. Z. nachhinkende Chromosomen auf. Im übrigen verläuft die Reduktionsteilung normal. Die Bildung der Pollenkörner erfolgt durch Furchung.

Die Chromosomenzahlen von 14 Arten wurden bestimmt, und dabei die Haploidzahlen 17 und 34 innerhalb der Sektion gefunden. Bei einigen Arten wurde auch die Diploidzahl an Wurzelspitzen festgestellt.

Bei einer Pflanze der *Veronica orchidea* Nr. 3054 wurden diploide P. M. Z. beobachtet, und die verschiedenen Möglichkeiten ihrer Entstehung erörtert.

Messungen an Diakinesekernen zeigen, daß die höher-chromosomigen Arten durchweg auch größere Kerne aufweisen. Mit der Erhöhung der Chromosomenzahl ist zugleich eine Vermehrung der Chromatinmasse verbunden. Beziehungen zwischen Größenwachstum und Chromosomenzahl lassen sich unter den einzelnen Formen im allgemeinen nicht feststellen.

Der Verlauf der Reduktionsteilung bei den Bastarden zwischen gleichchromosomigen Eltern unterscheidet sich nicht von dem der Elternformen. Bei 34chromosomigen Bastarden sind in der Frühdiakinese zuweilen einige Chromosomen zu einem Ring vereinigt. Die Polplatte der heterotypen Metaphase enthält meist 34 Bivalente.

Bei einigen Bastarden verschieden-chromosomiger Eltern ergaben die somatischen Zählungen an Wurzelspitzen die Diploidzahl $2n = 68$ statt der erwarteten $2n = 51$. Die Reifeteilungen für diese Bastarde werden beschrieben, und auf einige Unregelmäßigkeiten wird näher eingegangen. In der Diakinese sind in manchen P. M. Z. einige Chromosomen zu einem Ring verbunden. In der heterotypen Metaphase ist die Chromosomenzahl zuweilen etwas herabgesetzt, was auf das Vorkommen von Multivalenten zurückzuführen ist. Für den sterilen Bastard Nr. 3018 wird eine gesonderte Beschreibung der Reduktionsteilung gegeben.

In den Wurzelspitzen von zehn F_2-Pflanzen der Kreuzung Nr. 3012 werden 62—68 Chromosomen gezählt. Die Bestimmung der Chromosomenzahl in den P. M. Z. von fünf F_2-Pflanzen der Kreuzung Nr. 3017 ergibt die Haploidzahl 34. Die Reduktionsteilung verläuft normal.

Die Kreuzungsresultate von Härle und die zytologischen Befunde werden miteinander in Verbindung gebracht. Auf Grund der genetischen Ergebnisse (Konstanz in der F_2-Generation) und des zytologischen Verhaltens (Haploidzahl 34 in der F_1 und F_2, gesteigerte Fertilität im Vergleich zu den Elternarten) wird die Annahme gemacht, daß die fertilen Bastarde zwischen verschiedenchromosomigen Eltern in der Sektion *Pseudolysimachia* durch Befruchtung einer diploiden Eizelle der diploiden Spezies mit einer haploiden Pollenzelle der tetraploiden Art entstanden sind. Diese Hypothese wird in Verbindung mit der Literatur näher zu begründen versucht.

Vorliegende Untersuchungen wurden vom Frühjahr 1930 bis Sommer 1932 im Botanischen Institut der Universität Tübingen ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Lehmann, spreche ich für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie das stetige und fördernde Interesse bei der Durchführung derselben meinen herzlichen Dank aus. Herr Dr. Beatus unterstützte mich mit zahlreichen, wertvollen Ratschlägen, wofür ich ihm auch an

dieser Stelle bestens danken möchte. Herrn Dr. Härle danke ich besonders für die auswärts gesammelten Formen und für seine Unterstützung bei der Auswahl der Pflanzen. Herrn cand. rer. nat. W. Jacob verdanke ich die Herstellung der Mikrophotographien.

Literaturverzeichnis.

Andersson-Kottö, J. and Gairdner, A. E., 1931, Interspecific crosses in the genus *Dianthus*. Genetica, 13.

Belar, K., 1928, Die zytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. d. Vererbgsw., Bd. I.

Bleier, H., 1925, Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64.

— —, 1931, Untersuchungen über die Sterilität der Kartoffel. Arch. f. Pflanzenbau, Bd. V, H. 3.

Brieger, F., 1928b, Über die Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *Nicotiana tabacum* L. × *Nic. Rusbyi*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl., Bd. 47.

Buxton, B. H. and Newton, W. C. T., 1928, Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. Journ. of Genetics, Bd. 19.

Clausen, I, 1922, Studies on the collective species *Viola tricolor* L. Bot. Tidsskr., Bd. 37.

— —, 1924, Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. Hereditas V.

— —, 1926, Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* and *arvensis*. Hereditas VIII.

— —, 1927c, Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. Annals of Bot., Bd. 41.

Crane, M. B. and Darlington, C. D., 1927, The origin of new forms in *Rubus*, I. Genetica, Bd. 9.

Darlington, C. D., 1928. Studies in *Prunus* I and II. Journ. of Genetics, Bd. 19.

— —, 1930, Studies in *Prunus* III. Journ. of Genetics, Bd. 22.

— —, 1931, Meiosis in diploid and tetraploid *Primula sinensis*. Journ. of Genetics, Bd. 24.

— —, 1932, Recent advances in cytology. J. and A. Churchill, London.

Eghis, S. A., 1927, Hybridization between the species *N. rustica* L. and *N. Tabacum* L. Bulletins of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding, Vol. 17, No. 3.

Emerson, R. A. and Beadle, G. W., 1930, A fertile tetraploid hybrid between *Euchlaena perennis* and *Zea Mays*. The American Naturalist, Bd. 64.

Ernst, A. und Moser, F., 1925. Entstehung, Erscheinungsform und Fortpflanzung des Artbastardes *Primula pubescens* Jacq. (*Primula auricula* L. × *Primula hirsuta* All.) Arch. d. Jul. Klaus-Stiftung, Bd. I.

Farr, C. H., 1916, Cytokinesis of the P. M. C. of certain dicotyledons. Mem. New York Bot. Garden 6.

Federley, H., 1913, Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra*, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 9.

Gairdner, A. E., and Darlington, C. D., 1931, Ring Formation in diploid and polyploid *Campanula persicifolia*. Genetica XIII.

Gates, R. R. and Rees, E. M., 1921, A cytological study of pollen development in *Lactuca*. Annals of Bot., Bd. 35.

Härle, A., 1932, Die Arten und Formen der *Veronica*-Sektion *Pseudolysimachia* Koch auf Grund systematischer und experimenteller Untersuchungen. Bibliotheca Botanica, Bd. 104.

Hakansson, A., 1929, Die Chromosomen in der Kreuzung *Salix viminalis* × *S. caprea* von Heribert-Nilsson. Hereditas, Bd. XIII, H. 1.

Heitz, E., 1925/26. Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Größe, Form im Pflanzenreich. Zeitschr. f. Bot., Bd. 18.

Hollingshead, L., 1932, The occurence of unpaired chromosomes in hybrids between varieties of *Triticum vulgare*. Cytologia, Bd. 3, Nr. 2.

Huber, A., 1927, Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 66.

Inariyama, S., 1929, Karyological studies of *Iris Kämpferi*. Jap. journ. of Bot., Bd. 4, 1928/29.

Jaretzky, R., 1927, Die Degenerationserscheinungen in den Blüten von *Rumex flexuosus* Forst. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 66.

— —, 1928a, Untersuchungen über Chromosomen und Phylogenie bei einigen Cruciferen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 68.

— —, 1928b, Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 69.

— —, 1932, Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Systematik bei den Cruciferen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 76.

Jørgensen, C. A., 1927, Cytological and experimental studies in the genus *Lamium*. Hereditas, Bd. IX.

— —, 1928, The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genetics, Bd. 19.

Karpechenko, G. D., 1927a. The production of polyploid gametes in hybrids. Hereditas, Bd. IX.

— —, 1927b, Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. and *Brassica oleracea* L. Bull. Appl. Bot. Leningrad, Bd. 17.

— —, 1928, Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl., Bd. 48.

— —, 1929, Konstantwerden von Art- und Gattungsbastarden durch Verdoppelung der Chromosomenkomplexe. Der Züchter, Bd. I, H. 5.

Kihara, H., 1927, Über die Vorbehandlung pflanzlicher Objekte bei der Fixierung der Pollenmutterzellen. Bot. Mag. Tokyo, Bd. 41.

Kobel, F., 1927, Zytologische Untersuchungen an Prunoideen und Pomoideen. Arch. d. Jul. Klaus-Stiftung, Bd. 3.

Krause, O., 1931, Zytologische Studien bei den Urticales unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Dorstenia*. Planta, Bd. 13.

Latter, I., 1926, The pollen development of *Lathyrus odoratus*. Annals of Bot., Bd. 40.

Ljungdahl, H., 1922, Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. Svensk Bot. Tidsskrift, Bd. 16.

Meurman, O., 1928, Cytological studies in the genus *Ribes* L. Hereditas, Bd. XI.

Morinaga, T., 1929, Interspecific hybridization in *Brassica* I. Cytologia, Bd. I, Nr. 1.

Müntzing, A., 1930, Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. Hereditas, Bd. XIII.

— —, 1932, Cyto-genetic investigations on synthetic Galeopsis tetrahit. Hereditas, Bd. XVI.

Renner, O., 1929, Artbastarde bei Pflanzen. Handb. der Vererbgsw., Bd. II, A.

Rosenberg, O., 1909, Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *D. rotundifolia*. Kungl. Svenska Vetensk. Handl., Bd. 43.

— —, 1917, Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Bot. Tidsskrift, Bd. 11.

— —, 1926a, Zum Mechanismus der diploiden Kernteilung an Pollenmutterzellen. Ark. f. Bot., Bd. 20.

— —, 1926b, Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas, Bd. VIII.

— —, 1926c, Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl nach Bastardierung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 44.

Rybin, V. A., 1927, Polyploid hybrids of *Nicotiana tabacum* L. × *N. rustica* L. Bull. of Appl. Bot., Bd. 17.

Sharp, L. und Jaretzky, R., 1931, Einführung in die Zytologie. Verl. Gebr. Borntraeger, Berlin.

Täckholm, G., 1922, Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani, Bd. VII.

Tischler, G., 1921/22, Allgemeine Pflanzenkaryologie. Gebr. Borntraeger, Berlin.

— —, 1925, Die zytologischen Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. Bibliogr. Genetica, Horti Bergiani, Bd. I.

— —, 1931, Pflanzliche Chromosomenzahlen. Tab. Biol. Periodicae, Bd. I, Nr. 1.

Watkins, A. E., 1930, The wheat species: A Critique. Journal of Genetics, Bd. 23.

v. Wettstein, F., 1924b, Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl., Bd. 33.

Winge, O., 1917, The chromosomes, their numbers and general importance. C. r. trav. Lab. Carlsberg, Bd. 13.

— —, 1932, On the origin of constant species hybrids. Svensk Bot. Tidsskrift, Bd. 26.

Woodworth, R. H., 1929, Cytological studies in the Betulaceae. I. *Betula*. II. *Corylus* and *Alnus*. Bot. Gazette, Bd. 87 und 88.

Yasui, K., 1921, On the behaviour of chromosomes in the meiotic phase of some artificially raised *Papaver* hybrids. Bot. Mag. Tokyo, Bd. 35.

Lebenslauf

Am 3. April 1900 wurde ich als Tochter des Finanzamtmanns Graze und seiner Ehefrau Julie geb. Barth in Heidenheim a. Br. geboren.

Von 1907—08 besuchte ich das Katharinenstift in Stuttgart, 1908—13 die Volks- und Mittelschule und 1913—16 die Realschule in Backnang; von 1917—18 die Oberrealschule in Ludwigsburg. Im Herbst 1918 trat ich in die Wilhelmsoberrealschule in Stuttgart ein, die ich nach Ablegung der Reifeprüfung 1920 verließ.

Nach einer Praktikanten- und Gehilfenzeit in zwei Apotheken begann ich 1923 mit dem Studium der Pharmazie an der Technischen Hochschule Stuttgart, an der ich 1925 das pharmazeutische Staatsexamen bestand. Nach mehrjähriger Tätigkeit in einer Apotheke widmete ich mich seit Herbst 1928 dem Studium der Naturwissenschaften an der Technischen Hochschule Stuttgart und an der Universität Tübingen.